Theorie des Mesoderms

Carl Rabl

THEORIE

DES

MESODERMS

VON

DR. CARL RABL

o. ö. Professor der Anatomie und Vorstand des anatomischen Instituts
der deutschen Universität in Prag

ERSTER BAND

MIT 15 TAFELN UND 47 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1897.

(Separat-Abdruck aus: Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV, XIX u. XXIV.)

Vorwort.

Zu Pfingsten 1888 hielt ich auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft in Würzburg zwei Vorträge, von denen der erste die Gastrulation und Mesodermbildung, der zweite die weitere Umbildung und Differenzirung des Mesoderms der Wirbelthiere zum Gegenstande hatte. Diese Vorträge bildeten zugleich das Programm zu einer größeren Reihe von Arbeiten, von denen drei, welche in den Jahren 1889, 1892 und 1896 unter dem Titel »Theorie des Mesoderms« im »Morphologischen Jahrbuch« erschienen sind, hier zu einem Bande vereinigt wurden. Ein zweiter Band, der die Differenzirung des Mesoderms der höheren Wirbelthiere, von den Amphibien an aufwärts, behandeln wird, soll im Laufe der nächsten Jahre folgen. Es liegen zu demselben bereits ausgedehnte Vorarbeiten vor und ich darf wohl hoffen, dass das Interesse, welches den beiden ersten Abhandlungen gleich von ihrem Erscheinen an entgegengebracht wurde, auch den folgenden Abhandlungen treu bleiben werde.

Wie groß dieses Interesse war, geht wohl am besten daraus hervor, dass seit dem Erscheinen meiner ersten Abhandlung zur »Theorie des Mesoderms«, also seit dem Jahre 1889, mehr als zweihundert Abhandlungen erschienen sind, welche sich mit den von mir behandelten Fragen befassten und von denen die meisten mehr oder weniger eingehend auf meine Beobachtungen und Schlüsse Bezug nahmen. Es wird wohl Niemand verlangen, dass ich diesem Bande eine Kritik aller dieser Abhandlungen vorausschicke. Immerhin aber möchte ich einen Theil derselben kurz hervorheben, um meine Stellung zu ihnen zu charakterisiren.

In meiner ersten Abhandlung hatte ich versucht, den Nachweis zu führen, einen wie tiefgreifenden Einfluss der Nahrungsdotter auf die Furchung und Gastrulation der Wirbelthiere nimmt; namentlich war ich bestrebt zu zeigen, dass die wiederholte Erwerbung und der wiederholte Verlust eines Nahrungsdotters die ursprünglichen Entwicklungsverhältnisse scheinbar geradezu umzukehren vermag. Ich

bin bei meinen Erörterungen dem Schema gefolgt, welches, wenn ich nicht irre, zuerst HAECKEL und GEGENBAUR von den Verwandtschaftsbeziehungen der Wirbelthiere entworfen haben. Dieses Schema wurde alsbald von BEARD[1] aufs heftigste angegriffen und einer sehr abfälligen Kritik unterzogen. Er setzte an dessen Stelle ein anderes, das, wie er sich selbst ausdrückte, »more like a shrub than a tree« war und nach welchem während der Phylogenese der Wirbelthiere nur eine Zunahme, keine Abnahme des Nahrungsdotters stattgefunden hätte. Wenn ich nun auch dieses Schema, das die Selachier und die Dipnoer aus einer gemeinsamen Wurzel hervorgehen lässt, — wofür sich in der That manche Gründe anführen ließen — als richtig anerkennen wollte, so würde dadurch der Grundgedanke, der mich bei der Ableitung der verschiedenen Furchungs- und Gastrulationsarten geleitet hat, keinerlei Änderung erfahren. Die Erörterungen BEARD's beziehen sich doch nur auf die Ichthyopsiden und lassen die Verwandtschaftsbeziehungen der höheren Wirbelthiere ganz außer Betracht. Nun wird aber BEARD wohl selbst zugeben müssen, dass uns die bisher bekannten Thatsachen geradezu zu dem Schlusse zwingen, dass die Säugethiere von Formen mit mächtigem Nahrungsdotter abstammen. Besitzen doch die Monotremen, wie man schon lange vermuthete und jetzt mit voller Sicherheit weiß, noch heute Eier mit großem Nahrungsdotter und partieller Furchung. Ob die Eier der höheren Säugethiere als tertiär dotterarme Eier aufzufassen sind, wie ich vermuthe, oder aber als sekundär dotterarme, wird sich erst entscheiden lassen, wenn wir etwas Sicheres über die Abstammung der Amphibien wissen werden. Aber gerade in diesem Punkte sind unsere Kenntnisse noch überaus mangelhaft. Ich habe in der zweiten Abhandlung zur »Theorie des Mesoderms« nachdrücklich betont, dass unsere Kenntnisse der Verwandtschaftsbeziehungen der niederen Wirbelthiere noch sehr im Argen liegen und dass sich vielleicht auch die Ansicht rechtfertigen ließe, dass nicht die Dipnoer, sondern die Crossopterygier die nächsten uns erhalten gebliebenen Verwandten der Amphibien repräsentiren. Eine ganz ähnliche Ansicht, nur in etwas anderer Form, hatte schon ein Jahr vorher POLLARD[2] in einem Aufsatze über die phylogenetische Stellung von

[1] J. BEARD, The inter-relationships of the Ichthyopsida. A Contribution to the Morphology of Vertebrates. Anat. Anz. V. Jahrg. 1890.

[2] H. B. POLLARD, On the Anatomy and Phylogenetic Position of Polypterus. Anat. Anz. VI. Jahrg. 1891.

Polypterus ausgesprochen. Dass damit übrigens die Zahl der heute möglichen Hypothesen noch nicht erschöpft ist, geht daraus hervor, dass A. GOETTE[3] ganz besonders innige Beziehungen zwischen den Amphibien und Petromyzonten nachweisen zu können glaubt. Solche und ähnliche Fragen können nur durch lange, ruhige Arbeit gelöst werden und die polternde Leidenschaftlichkeit BEARD's scheint wenig dazu angethan, zu dieser Lösung etwas beizutragen.

Gegenüber den Angriffen BEARD's gereicht es mir zu besonderer Genugthuung, einen Mann auf meiner Seite zu haben, den ich als Forscher und Denker ungemein hochschätze, K. MITSUKURI. In seinem so eben erschienenen V. Beitrag zur Embryologie der Reptilien[4] schreibt derselbe: »The idea of the loss and acquisition of yolk in the vertebrate eggs several times in the course of phyletic development is no new one of mine. It is RABL, who first formulated it and discussed in a most masterly manner in his ‚Theorie des Mesoderms'. While writing Contribution IV, the facts then in my possession convinced me of the correctness of the idea, and I discussed the question towards the end of that article. The facts brought out since and given in the present contribution appear to me to leave no choice in the matter, and furnish, to me at least, absolute proofs of the soundness of the theory.« Ferner ist auch GRÖNROOS[5] bei seinen Untersuchungen über die Furchung des Tritoneies zu dem Schlusse gekommen, »dass die gegenwärtig holoblastischen Amphibieneier sich aus meroblastischen Formen entwickelt haben« und dass also »die meroblastischen Eier der Gymnophionen und vielleicht einiger anderen Amphibien als Überbleibsel aus jenem früheren Zustande aufzufassen sind«[6]. Andererseits haben sich

---

[3] A. GOETTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. V. Heft. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (Petromyzon fluviatilis). Hamburg und Leipzig 1890.

[4] K. MITSUKURI, On the Fate of the Blastopore, the Relations of the Primitive Streak and the Formation of the Posterior End of the Embryo in Chelonia, together with Remarks on the Nature of Meroblastic Ova in Vertebrates. Journ. of the Coll. of Science. Imp. Univ. Tokio. 1896. Vol. X.

[5] H. GRÖNROOS, Über die Eifurchung bei den Tritonen. Helsingfors 1890.

[6] In einer späteren Arbeit (Zur Entwicklungsgeschichte des Erdsalamanders. Anat. Hefte. Bd. VI. Heft II. 1895) meint jedoch GRÖNROOS, es lasse sich »nicht mit Sicherheit entscheiden, ob die ‚meroblastiformen' Momente im phylogenetischen Sinne auf eine bereits durchgemachte oder auf eine erst sich vorbereitende Meroblasticität zu beziehen sind«.

v. Davidoff[7], Semon[8] und Samassa[9] gegen meine Auffassung ausgesprochen; aber sie haben zu beweisen unterlassen, dass die Eier der Amphibien primär dotterarme Eier sind.

Über die Furchung und Gastrulation der Anamnier liegen aus den letzten Jahren zahlreiche, zum Theil sehr werthvolle Arbeiten vor. Ich erinnere nur an die Untersuchungen A. Goette's[10] und v. Kupffer's[11] über die Entwicklung von Petromyzon, J. Rückert's[12] über die Furchung und Keimblätterbildung der Selachier und die Herkunft der Merocyten, H. Virchow's[13], Sobotta's[14] und Dean's[15] über die Furchung und Keimblätterbildung der Ganoiden, Semon's[16] über die Entwicklung von Ceratodus, Sobotta's[17], H. Virchow's[18], Kopsch's[19], Wilson's[20] u. A. über die Furchung und Keimblätter-

---

[7] M. v. Davidoff, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva Della Valle, einer zusammengesetzten Ascidie. II. Mitth. der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. IX. 1890.

[8] R. Semon, Die äußere Entwicklung des Ceratodus Forsteri. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Jena 1893.

[9] P. Samassa, Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. I. Selachier. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. II. 1895.

[10] l. c.

[11] C. v. Kupffer, Über die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Sitzungsberichte der königl. bayr. Akademie der Wiss. 1888 und Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXV. 1890.

[12] J. Rückert, Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anat. Anzeiger. IV. Jahrg. 1889; Ders., Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anzeiger. VI. Jahrg. 1891; Ders., Über physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anat. Anzeiger. VII. Jahrg. 1892.

[13] H. Virchow, Furchungsbilder von Amia calva. Sitzungsberichte der Gesellschaft naturf. Freunde in Berlin. Jahrg. 1896. Nr. 3 und Verhandl. der anatomischen Gesellschaft in Berlin. 1896.

[14] Sobotta, Die Gastrulation von Amia calva. Verhandlungen der anat. Gesellschaft in Berlin. 1896.

[15] Bashford Dean, The early Development of Amia. Quart. Journ. of micr. science. N. S. Vol. XXXVIII. 1896; Ders., On the early Development of Gar-pike and Sturgeon. Journ. of Morphology. Vol. XI. No. 1.

[16] Semon, l. c.

[17] Sobotta, Zur Entwicklung von Belone acus. Verhandlungen der anat. Gesellschaft in Berlin. 1896.

[18] H. Virchow, Über den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandlungen der anat. Gesellschaft in Basel. 1895.

[19] Fr. Kopsch, Oberflächenbilder des sich entwickelnden Forellenkeimes. Verhandlungen der anat. Gesellschaft in Straßburg. 1894.

[20] H. V. Wilson, The Embryology of the Sea-Bass (Serranus atrarius). Bull. of the United States Fish Commission. Vol. IX. 1889. Washington 1891.

bildung der Teleostier, GRÖNROOS'[21], BORN's[22], v. EBNER's[23], JORDAN's und EYCLESHYMER's[24] über die Furchung und Keimblätterbildung der Amphibien u. dgl. m. Eine Einigung ist freilich noch lange nicht erzielt. Ich will von der eigenthümlichen Auffassung der Keimblätterbildung, zu der LWOFF[25] bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung des Amphioxus gelangt ist, ganz absehen, zumal sie bereits von HATSCHEK[26] u. A. einer eingehenden Kritik unterzogen worden ist. Dagegen kann ich doch nicht umhin, meiner Verwunderung darüber Ausdruck zu geben, dass hinsichtlich eines so leicht zu beschaffenden und doch auch nicht sehr schwer zu behandelnden Untersuchungsobjektes, wie es die Eier der einheimischen Amphibien sind, die Ansichten über den Bildungsmodus der primären Keimblätter so weit aus einander gehen, wie dies thatsächlich heute noch der Fall ist. Noch heute wird darüber gestritten, ob hier die Gastrulation unter dem Bild einer Embolie oder Epibolie oder aber einer Delamination verläuft. Es sind verschiedene Methoden eingeschlagen worden, um dieser Frage beizukommen. Am einwandfreisten scheint mir diejenige KOPSCH's[27] zu sein, der photographische Aufnahmen der Unterseite eines und desselben Eies in mehreren auf einander folgenden Stadien machte, wobei die Expositionszeit von ungewöhnlich langer Dauer war (20—30 Min.). Er konnte auf diese Weise die Ortsveränderungen der Zellen mit aller wünschenswerthen Schärfe feststellen und sich überzeugen, dass thatsächlich eine Invagination stattfindet. — Ganz ungeeignet, diese Frage zu lösen, scheint mir dagegen das Verfahren SAMASSA's[28] zu sein, der an

---

[21] GRÖNROOS, Die oben citirten Arbeiten über Triton- u. Salamanderfurchung.

[22] G. BORN, Über Druckversuche an Froscheiern. Anat. Anz. VIII. Jahrg. 1893.

[23] V. v. EBNER, Die äußere Furchung des Tritoneies und ihre Beziehung zu den Hauptrichtungen des Embryo. Festschrift für ALEX. ROLLET. Jena 1893.

[24] E. O. JORDAN and A. C. EYCLESHYMER, On the Cleavage of Amphibian Ova. Journal of Morphology. Vol. IX. 1894 und A. C. EYCLESHYMER, The early Development of Amblystoma with Observations on some other Vertebrates. Journal of Morphology. 1895.

[25] BASILIUS LWOFF, Über einige Punkte in der Entwicklung des Amphioxus. Biol. Centralblatt. Bd. XII. 1892 und Ders., Über die Keimblätterbildung bei den Wirbelthieren. Ebenda. Bd. XIII. 1893.

[26] B. HATSCHEK, Über den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verhandlungen der zoolog. Gesellschaft in Göttingen 1893. Leipzig 1894.

[27] FR. KOPSCH, Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl- und Froschei. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Basel. 1895.

[28] P. SAMASSA, Über die Bildung der primären Keimblätter bei Wirbel-

Froscheiern im Achtzellenstadium die vier großen Furchungskugeln durch Induktionsschläge tödtete und nun das Schicksal der überlebenden Zellen beobachtete. Meiner Ansicht nach erfährt man dabei nur, was aus den vier kleinen Furchungszellen unter abnormen Bedingungen wird, aber man hat kein Recht, aus den Versuchsergebnissen einen Schluss auf die Leistungsfähigkeit der Zellen bei normalen, ungestörten Entwicklungsbedingungen zu ziehen.

SAMASSA glaubt auch bei den Selachiern[29] und Knochenfischen[30] eine Gastrulation in Abrede stellen zu dürfen. Bei den Knochenfischen soll das »primäre Entoderm« durch Abspaltung entstehen, und ähnlich soll auch die Bildung der primären Keimblätter bei den Selachiern erfolgen, indem »in dem soliden Zellenhaufen, der das Resultat der Furchung ist, die obere Hälfte sich zu einem Epithel, dem Ektoderm, zusammenfügt« und der Rest der Zellen, der nunmehr das Entoderm vorstellt, in der Differenzirung nachfolgt. Eine Einstülpung am Keimhautrande, wie ich sie beschrieben habe, wird ganz in Abrede gestellt. Andererseits beschreiben wieder H. E. und F. ZIEGLER[31] bei Torpedo eine typische Discogastrula und den Vorgang ihrer Bildung als Invagination; ihre Auffassung stimmt mit der von mir vertretenen vollkommen überein und ihre Fig. 15 Taf. III entspricht genau der von mir im Texte, pag. 48 Fig. 2 gegebenen Abbildung einer Pristiurusgastrula. — Wieder anders beschreibt C. K. HOFFMANN[32] die Bildung der primären Keimblätter bei Acanthias. Er leugnet zwar die Gastrulation nicht, bezeichnet aber als solche einen Vorgang, den, wie er meint, alle bisherigen Untersucher übersehen haben. Leider tragen seine Abbildungen, wie alle Abbildungen dieses Forschers, ein so schematisches Gepräge, dass mit ihnen nichts anzufangen ist.

So wie die Dinge heute stehen, muss ich an meiner früheren

---

thieren. Verhandlungen der zoolog. Gesellschaft im Jahre 1895 und Ders., Studien über den Einfluss des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbelthiere. II. Amphibien. Experimentelle Untersuchung. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. II. 1895.

[29] P. SAMASSA, Studien über den Einfluss des Dotters etc. I. Selachier. Archiv für Entwicklungsmechanik. Bd. II. 1895.

[30] P. SAMASSA, l. s. c.

[31] H. E. ZIEGLER und F. ZIEGLER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIX. 1892.

[32] C. K. HOFFMANN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XXIV. 1896.

Auffassung der Gastrulation der Anamnier in allen Punkten festhalten, mit der einzigen Ausnahme, dass ich das im ersten Theil dieser Arbeit gegebene Schema des Stammbaumes der Wirbelthiere durch das im zweiten Theile gegebene ersetze.

Wie schon früher, ist auch in neuerer Zeit wiederholt der Versuch gemacht worden, auch bei den Anamniern einen Primitivstreif mit einer Primitivrinne nachzuweisen. Wenn dies in der Weise geschieht, wie es von Robinson und Assheton[33] geschehen ist, so ist dagegen nichts einzuwenden. Der Primitivstreif von Rana entsteht nach ihnen durch Verwachsung der seitlichen Blastoporuslippen; der After perforirt später das hintere oder ventrale Ende des Primitivstreifs, der Canalis neurentericus, der unmittelbar hinter der dorsalen Blastoporuslippe liegt, bezeichnet sein vorderes Ende. Nur in dieser Strecke also, vom Canalis neurentericus bis zum After, findet sich nach den genannten Autoren beim Frosch ein Primitivstreif. Die Annahme einer Ausdehnung desselben über diese Strecke hinaus nach vorn (O. Schultze[34]) widerspricht den thatsächlichen Verhältnissen und wäre auch nach Allem, was wir vom Primitivstreif der Vögel und Säugethiere wissen, ganz unverständlich. Bei Keimen, welche eine Discogastrula durchlaufen, also bei denen der Selachier und Knochenfische und wohl auch bei Myxine, dürfte es kaum zu einer dem Primitivstreif und der Primitivrinne vergleichbaren Bildung kommen. Indessen wird auch hier zuweilen davon gesprochen; so schon früher von Kastschenko und neuerdings von His von einer Primitivrinne der Selachier, und erst unlängst von Minot von einem Primitivstreif aller Wirbelthiere. —

Überaus erfreuliche Resultate haben die neueren Untersuchungen über die Gastrulation der Reptilien zu Tage gefördert. Ich könnte mir kaum eine bessere Bestätigung meiner Auffassung der Amniotengastrula wünschen, als sie durch die Arbeiten Wenckebach's[35],

[33] A. Robinson and Rich. Assheton, The Formation and Fate of the Primitive Streak, with Observations on the Archenteron and Germinal Layers of Rana temp. Quart. Journ. of micr. sc. Vol. XXXII. 1891.

[34] O. Schultze, Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVII. 1888 und Ders., Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Thiere. Leipzig 1896.

[35] K. F. Wenckebach, Der Gastrulationsprocess bei Lacerta agilis. Anat. Anzeiger. 1891. pag. 57.

WILL's[36] und MITSUKURI's[37] gegeben worden ist. Einige Figuren dieser Forscher können geradezu als Schema einer Amniotengastrula gelten. Man sieht an diesem Beispiele, wie rasch ein Fortschritt auf einem Arbeitsfelde bewerkstelligt werden kann, wenn so tüchtige Männer, wie es die Genannten sind, die Arbeit in die Hand nehmen. Die kleinen Differenzen in der Auffassung kommen dabei kaum in Betracht, zumal, wie WILL einmal in einer Besprechung einer Arbeit MITSUKURI's sagt, die Beobachtungen »Punkt für Punkt« übereinstimmen. — Erst in zweite Linie möchte ich die Untersuchungen MEHNERT's[38] stellen, dessen Darstellung nicht ganz klar und verständlich und auch nicht frei von Widersprüchen ist.

Viel weniger haben die neueren Arbeiten über die erste Entwicklung der Säugethiere[39] zu einer Klärung der Ansichten über die

[36] L. WILL, Bericht über Studien zur Entwicklungsgeschichte von Platydactylus mauritanicus. Sitzungsberichte der kgl. preuß. Akademie der Wiss. zu Berlin. 1889. pag. 1121—1128; Ders., Zur Entwicklungsgeschichte des Geckos. Biol. Centralblatt. Bd. X. 1890; Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Anlage der Keimblätter beim Gecko (Platydactylus facetanus Schreib.). Zool. Jahrb. Abtheilung für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VI. 1892; Ders., Über die Gastrulation von Cistudo und Chelonia. Anat. Anzeiger. 1893. Bd. VIII; Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 2. Die Anlage der Keimblätter bei der menorquinischen Sumpfschildkröte (Cistudo lutaria Gesn.). Zool. Jahrb. Abtheil. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. VI. 1893; Ders., Die neuesten Arbeiten über die Keimblattbildung der Amnioten. Zool. Centralbl. Jahrg. 1. Nr. 4, 5 und 8; Ders., Ergebnisse einer Untersuchung des Gastrulationsprocesses der Eidechse (Lacerta). Sitzungsberichte der kgl. preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. Nr. XVIII und XIX; Ders., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 3. Die Anlage der Keimblätter bei der Eidechse (Lacerta). Zool. Jahrb. Abtheilung für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. IX. 1895.

[37] K. MITSUKURI, Further Studies on the Formation of the Germinal Layers in Chelonia. Journ. of Coll. of science. Imp. Univ. Tokio. Vol. V. 1891; Ders., On the Process of Gastrulation in Chelonia. Ebenda. Vol. VI. 1893 und die oben citirte Abhandlung »On the Fate of the Blastopore« etc.

[38] ERNST MEHNERT, Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morpholog. Arbeiten, herausgegeben von G. SCHWALBE. Bd. I. 1892; Ders., Eine Erwiederung nach zwei Jahren. Anat. Anzeiger. Bd. XI. 1895; Ders., Zur Frage nach dem Urmunddurchbruche bei Reptilien. Anat. Anzeiger. November 1895.

[39] Hierher gehören u. A. folgende Abhandlungen: FRANZ KEIBEL, Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1889; Ders., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Morphol. Arbeiten. III. 1893; Ders., Zur Entwicklungsgeschichte des Primitivstreifens beim Schwein. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft

Gastrulation der Amnioten beigetragen. Zwar besteht darüber kaum mehr eine Meinungsdifferenz, dass wir, wie dies wohl zuerst RAUBER ausgesprochen haben dürfte, den Primitivstreif als eine aus der Verwachsung der Urmundränder hervorgegangene Bildung zu betrachten haben, aber über alle anderen Punkte gehen die Meinungen noch sehr weit aus einander. Am eingehendsten hat sich darüber KEIBEL geäußert, der sich sehr entschieden gegen VAN BENEDEN's und meine Auffassung der Gastrulation ausspricht. Er sagt zwar selbst, nachdem er meine Darstellung ausführlich wiedergegeben hat: »Die Ausführungen RABL's erscheinen so klar und einleuchtend, dass es schwer ist, ihnen zu widerstehen, und sie scheinen fast zwingend, wenn wir die Befunde mit ihnen vergleichen, welche die Untersuchungen WILL's, WENCKEBACH's und MEHNERT's ergaben.« Aber nichtsdestoweniger kann er sich mit ihnen nicht befreunden. Er meint, die Gastrulation verlaufe bei den Säugethieren in zwei Phasen: in der ersten werde die untere Keimschicht, das Entoderm, gebildet, in der zweiten Chorda und Mesoderm. »Bei den anderen Amnioten dürfte die Gastrulation ebenfalls in zwei Phasen verlaufen; doch entsprechen sich die bei den beiden Gastrulationsphasen nach innen verlagerten Zellkomplexe bei den verschiedenen Amnioten qualitativ und quantitativ nicht vollkommen« etc. Eine eingehende Kritik der Ansichten KEIBEL's ist ohne Beigabe einer größeren Zahl von Abbildungen undurchführbar und würde auch den Rahmen eines Vorwortes weit überschreiten. Ich will nur erwähnen, dass meiner Überzeugung nach eine Gastrulation im Sinne KEIBEL's, eine Gastrulation, die in zwei Phasen verläuft, überhaupt keine Gastrulation mehr ist. Es wäre viel konsequenter, zu sagen, die Säugethiere durchlaufen kein Stadium, das der Gastrula der übrigen Metazoen entspricht, als derartige unglückliche Kompromisse zu versuchen.

---

in Straßburg. 1891; A. A. W. HUBRECHT, Studies in Mammalian Embryology. II. The Development of the Germinal Layers of Sorex vulgaris. Quart. Journ. of micr. sc. XXI. 1890; Ders., The Development of the Germinal Layers of Sorex vulgaris. Stud. zool. Laboratory Utrecht. Vol. I. 1892; BONNET, Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere. Berlin 1891; A. ROBINSON, Observations upon the Development of the Segmentation Cavitiy, the Archenteron, the Germinal Layers and the Amnion in Mammals. Quart. Journ. of micr. science. XXXIII. 1892; R. ASSHETON, A Reinvestigation into the Early Stages of the Development of the Rabbit. Quart. Journ. of micr. science. XXXVII. 1895; Ders., The Primitive Streak of the Rabbit etc. Ebenda: ferner der früher erwähnte »Grundriss der Entwicklungsgeschichte« von O. SCHULTZE.

Auch die Untersuchungen R. SEMON's[40] über die erste Entwicklung von Echidna und Ornithorhynchus sind kaum im Stande zur Klärung der Sachlage etwas beizutragen. Gewiss wird es Niemandem in den Sinn kommen, desshalb einen Tadel gegen SEMON auszusprechen, vielmehr wird Jeder dankbar die außerordentliche Energie und Umsicht anerkennen, mit der er ein überaus werthvolles Untersuchungsmaterial gesammelt und theils selbst verarbeitet hat, theils von Anderen hat verarbeiten lassen. Aber bei aller Anerkennung kann ich meine Bedenken gegen die Deutung der von ihm beobachteten Thatsachen nicht unterdrücken. Ich kann nicht finden, dass sich seine Befunde »mit dem, was wir von allen übrigen Säugethieren wissen, ausgezeichnet vereinigen lassen«. Ich hege sogar Zweifel darüber, ob die kleine Delle, welche er an jungen Keimscheiben beobachtet hat, mit dem Blastoporus zu vergleichen sei, und glaube, dass die einzige Keimscheibe, die in der Frage nach der Bildung der Keimblätter von Wichtigkeit gewesen wäre, jene war, welche er auf Taf. VIII Fig. 15 abgebildet hat.

So sind wir also hinsichtlich der Gastrulation der Säugethiere noch immer auf die kurzen Mittheilungen beschränkt, die VAN BENEDEN über die erste Entwicklung der Fledermaus gegeben hat, und die mit den neueren Ergebnissen über die Entwicklung der Reptilien in bestem Einklang stehen.

Über die Gastrulation der Vögel liegt aus den letzten Jahren wenig Neues[41] vor und dieses Wenige dürfte kaum zur Klärung der Sachlage viel beitragen. —

Eine der wichtigsten Theorien, die, so lange es überhaupt eine Entwicklungsgeschichte giebt, über den Aufbau des Wirbelthierkörpers aufgestellt worden sind, ist bekanntlich die Konkrescenztheorie HIS'. Im ersten Theil meiner Theorie des »Mesoderms« hatte ich mich auf Grund meiner Befunde an Selachierkeimscheiben gegen diese Theorie ausgesprochen. Ich habe damals hervorgehoben, dass, wenn sie richtig wäre, die Chorda an ihrem Hinterende getheilt sein und die beiden Hälften in die Hälften des Randwulstes übergehen müssten. Dies sei aber nicht der Fall, so wie sich denn auch die Angabe, dass auch innerhalb des Randwulstes Urwirbel angelegt werden, als

[40] R. SEMON, Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. II. Monotremen und Marsupialier. Jena 1894.

[41] H. V. WILSON, Primitive Streak and Blastopore of the Bird Embryo. J. ELISHA MITCHELL sc. soc. 1893. pag. 69—74. Außerdem wird in zahlreichen der früher citirten Abhandlungen auch auf die Vögel Bezug genommen.

irrig herausgestellt hatte. Nichtsdestoweniger wurde bald darauf von MINOT, einem Schüler HIS', in einer Reihe von Aufsätzen[42] der Versuch gemacht, die Konkrescenztheorie wieder zu Ehren und Ansehen zu bringen. Seiner Ansicht nach hängt das richtige Verständnis der ersten Entwicklung der Wirbelthiere geradezu von der Annahme dieser Theorie ab. »RABL's criticisms of HIS«, schreibt MINOT, »are very much to be regretted. If the former always observes with the precision and accuracy of the latter, he will add to his already high reputation.« Ich habe mich nun bemüht, noch genauer als — MINOT zu arbeiten, bedauere aber, meine Auffassung nicht ändern zu können. Bald nach dem Erscheinen des ersten Theils meiner »Theorie des Mesoderms« schrieb MINOT an mich, ich hätte nicht die richtigen Stadien und auch nicht die richtigen Embryonen untersucht; ich hätte ältere Stadien und Scylliumembryonen untersuchen sollen; dann würde ich mich auch überzeugt haben, dass die Chorda thatsächlich an ihrem Hinterende getheilt sei. Ich ging daher nochmals nach Neapel und brachte eine große Menge von Pristiurus- und auch einige Scylliumembryonen mit nach Hause. Aber das Resultat der Untersuchung blieb dasselbe: die Chorda zeigte sich in jedem Stadium und bei jedem Embryo ungetheilt. Ich machte davon schon vor fünf Jahren in München, in einer Debatte, die sich an einen Vortrag HIS' anschloss, und unlängst wieder bei einer ähnlichen Gelegenheit in Berlin Mittheilung. Gleichzeitig hob ich die Gründe hervor, wesshalb man bei der Untersuchung ganzer Keimscheiben im durchfallenden Lichte den Eindruck bekommt, dass die Chorda hinten getheilt sei und ihre beiden Hälften in den Keimscheibenrand übergehen. Meine Angaben wurden von RÜCKERT[43] bestätigt. — Mittlerweile war HIS selbst nicht unthätig geblieben; schien es doch, als sei, nach dem Sturz der Parablasttheorie, die Konkrescenztheorie sein Schmerzenskind geworden. In einer Reihe von Aufsätzen und Vorträgen[44] versuchte er, seine Ansicht zur Gel-

---

[42] CHARLES-SEDGWICK MINOT, The Concrescence Theory of the Vertebrate Embryo. American Naturalist. Juni bis August 1889.

[43] Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Berlin. 1896.

[44] Ich hebe hier nur hervor: W. HIS, Zur Frage der Längsverwachsung von Wirbelthierembryonen. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in München. 1891; Ders., Über die Verwachsung von Selachierkeimen, besonders über die Untersuchung von Urmund und Primitivstreifen. Verhandlungen deutscher Naturforscher. 1894; Ders., Über das Verhältnis von Rückenfurche und Primitivrinne an der Kopfanlage von Selachiern. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Straßburg. 1894 (nur Titelangabe); Ders., Über mechanische

tung zu bringen, und es ist nicht zu leugnen, dass er hierin großen Scharfsinn und Geschick an den Tag legte. In der That lässt sich, wie er zeigte, an Kautschuk- und Wachsmodellen die Konkrescenz sehr schön und deutlich demonstriren; indessen sind Kautschuk und Wachs nicht die Stoffe, aus denen die Embryonen gebildet sind.

Außer mir haben sich noch RÜCKERT[45], BONNET[46], KOPSCH[47] und CORNING[48] gegen die Konkrescenztheorie ausgesprochen. Namentlich die Beobachtungen der beiden Letztgenannten scheinen mir so beweiskräftig zu sein, dass es schon eines gewissen Starrsinnes bedarf, um sich den Schlüssen, die sich aus ihnen ergeben, zu verschließen.

In eine neue, um mich eines Wortes SCHOPENHAUER's zu bedienen, »verschlimmbesserte« Form hat O. HERTWIG[49] die Konkrescenztheorie gebracht. Ich muss auf diese Theorie HERTWIG's, der er den Namen »Urmundtheorie« giebt, etwas näher eingehen, da von der Stellung, die man zu ihr einnimmt, wesentlich auch die Stellung abhängt, die man zur Frage nach der Mesodermbildung einzunehmen hat. Dabei muss ich etwas weiter ausholen und längere Abschnitte sowohl aus der Arbeit HERTWIG's als der hier in Betracht kommenden Arbeit HATSCHEK's über die Entwicklung des Amphioxus[50] citiren. HERTWIG bemerkt zunächst ganz richtig, dass man bei Fragen von so allgemein-morphologischer Bedeutung, wie der vorliegenden, vom Einfachen zum Komplicirten fortzuschreiten und daher zunächst die Frage aufzuwerfen habe, wie sich Amphioxus zur Annahme einer

---

Grundvorgänge thierischer Formenbildung. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Anatom. Abtheilung. 1894; Ders., Über die Vorstufen der Gehirn- und Kopfbildung bei Wirbelthieren. Ebenda. 1894; Ders., Sonderung und Charakteristik der Entwicklungsstufen junger Selachierembryonen. Ebenda. 1894.

45 RÜCKERT, Diskussion zu dem Vortrage HIS' in München. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft. 1891.

46 BONNET, Ebenda.

47 FR. KOPSCH, Experimentelle Untersuchungen über den Keimhautrand der Salmoniden. Verhandlungen der anat. Gesellschaft in Berlin. 1896.

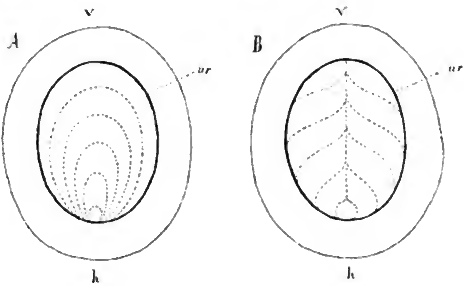
48 H. K. CORNING, Über die Stellung der Merocyten zum Umwachsungsrande beim Lachs. Ebenda (nur Titelangabe); Ders., Merocyten und Umwachsungsrand bei Teleostiern. Festschrift für GEGENBAUR. Bd. II. Leipzig 1896.

49 O. HERTWIG, Urmund und Spina bifida. Archiv für mikr. Anatomie. 1892. Bd. XXXIX; Ders., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Vierte Aufl. Jena 1893.

50 B. HATSCHEK, Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. IV. 1881.

Konkrescenz verhalte. Er fährt dann fort: »Die Antwort darauf giebt uns die Amphioxusmonographie von Hatschek, dessen vorzügliche Beobachtungsgabe für die Richtigkeit seiner Angaben Gewähr bietet. — Die Gastrula des Amphioxus lässt sich zuerst in ihrer Form einer flachen, ovalen Schüssel oder einer Mütze vergleichen, an der sich das spätere hintere Ende gut dadurch unterscheiden lässt, dass die Entodermzellen größer sind und unter ihnen besonders zwei durch ihre Größe sich auszeichnen. Später wandelt sich die weite Mündung in ein kleines Loch um, das am Hinterende des Embryo gelegen an der Rückenfläche ausmündet. Hatschek hat die Frage, in welcher Weise die Verengerung des Urmundes zu Stande kommt, sorgfältig geprüft und ist durch Vergleichung der einzelnen Zwischenformen zu dem Schluss gekommen, dass dies durch Verwachsung seiner Ränder geschieht, welche vom vorderen Theil ausgeht, während der hintere stets unverändert bleibt. ‚Die Verwachsung erfolgt in einer Linie, welche den größeren Theil der späteren Rückenlinie bildet.'« »Der Gastrulamund gehört ganz der späteren Rückenseite an.« Vergleichen wir damit, was Hatschek sagt. Nachdem er die einzelnen Stadien der Gastrulation und der Verkleinerung des Urmundes genau geschildert hat, heißt es: »Die Ableitung dieser auf einander folgenden Stadien von einander lässt nun gewiss verschiedene Deutungen zu. Man kann, wie dies ungefähr die Ansicht von Kowalevsky ist, annehmen, dass die vom animalen zum vegetativen Pol gezogene Achse der späteren Längsachse entspricht, dass bei Verkleinerung des Gastrulamundes die Streckung des Embryo immer weiter fortschreitet, und dass der der hinteren Seite entsprechende Gastrulamund nur in den letzten Stadien eine Verschiebung gegen den Rücken erleidet. Ich will die Zulässigkeit dieser Ansicht nicht absolut in Abrede stellen, wenn ich auch eine andere, sogleich zu erörternde Auffassung für weitaus wahrscheinlicher und mit den Thatsachen leichter zu vereinbaren halte. — Meine Auffassung ist in der Orientirung der Figg. 24, 26, 29, 31 und 33 zum Ausdrucke gebracht. Bei der Orientirung der Figuren ist zunächst die als Vorderende gekennzeichnete schärfer gekrümmte Stelle der Wölbung berücksichtigt. Ich bin dadurch zum Schlusse gekommen, dass der Gastrulamund ganz der späteren Rückseite angehört, und dass der hintere Rand desselben das Hinterende des Embryo bezeichnet.« Sodann kommt der von Hertwig citirte Satz, dass »die Verwachsung der Ränder in einer Linie erfolgt«. Wir sehen da zunächst, dass es sich bei Hatschek um eine Deutung der beobachteten Thatsachen und

nicht, wie es nach dem Citat HERTWIG's scheinen könnte, um eine Beobachtung handelt. HATSCHEK hat nicht beobachtet, dass sich der Urmund längs einer Linie schließt, sondern er hat dies bloß aus den beobachteten Thatsachen erschlossen. Es wird daher wohl auch eine andere Deutung zulässig sein. — Eine Öffnung kann sich nun in verschiedener Weise schließen: einmal dadurch, dass die Ränder koncentrisch gegen einander vorrücken, um sich schließlich in einem Punkte zu vereinigen; dann auch dadurch, dass die Ränder gegen einen excentrisch gelegenen Punkt, etwa einen bestimmten Punkt des Randes selbst, vorrücken; endlich auch noch dadurch, dass sie von zwei Seiten her symmetrisch gegen einander rücken, so dass stets korrespondirende Punkte der beiden Seitenränder zur Verwachsung kommen, u. dgl. m.; dabei kann die Verwachsung wieder von hinten



nach vorn oder umgekehrt erfolgen. Letzteren Fall nehmen HATSCHEK und HERTWIG an; es soll also der Urmund längs einer über den Rücken verlaufenden Linie zur Verwachsung kommen. Ich habe diesen Schließungsmodus in obenstehendem Schema *B* zur Darstellung gebracht und mit punktirten Linien die Art des Vorrückens der Seitenränder des Urmundes (*ur*) angegeben. Wenn nun aber wirklich der Verschluss in dieser Weise erfolgte, müsste man vor dem jeweiligen Vorderende des sich verkleinernden Urmundes stets eine Verwachsungsspur, eine Naht, — und mag dieselbe auch noch so vergänglich sein, — nachweisen können. Dies ist aber nicht der Fall. HATSCHEK hat wenigstens darüber kein Wort mitgetheilt und so viel ich weiß, liegt auch von anderer Seite keine derartige Beobachtung vor. Ich halte daher diese Auffassung für unrichtig und

dagegen die Auffassung, welche im Schema *A* zur Anschauung gebracht ist, für die richtige; nach dieser rücken die Ränder gegen einen excentrisch gelegenen Punkt des Urmundes, welcher der Mitte seines hinteren Randes entspricht, vor. Im Übrigen aber halte ich HATSCHEK's Auffassung für vollkommen zutreffend: Der Gastrulamund nimmt Anfangs nahezu den ganzen Rücken ein, er verkleinert sich in der Richtung von vorn nach hinten und sein letzter Rest »bleibt als eine kleine dorsal am Hinterende des Rückens gelegene Öffnung noch lange erhalten«. Die Art der Verkleinerung des Urmundes, die ich annehme, ist nun sicherlich keine Konkrescenz, denn die Urmundränder verwachsen nicht längs einer von vorn nach hinten ziehenden Linie. Wenn man aber meine Auffassung, die mit HATSCHEK's Beobachtungen vollkommen übereinstimmt, besser sogar als seine eigene Auffassung, anerkennt, so wird man die Konkrescenztheorie HERTWIG's verwerfen müssen. Bei meiner Auffassung erklären sich auch alle Missbildungen, die HERTWIG beschrieben hat, in durchaus ungezwungener Weise. Ich könnte mich geradezu der Darstellungsweise HERTWIG's bedienen. Wenn der Urmund sich nicht in der von mir geschilderten Weise (s. Schema *A*) verkleinert, sondern in Folge irgend eines Hindernisses weit offen bleibt, nun aber doch die Differenzirung der Keimblätter ihren Fortgang nimmt, so wird es nothwendigerweise zur Bildung eines doppelten Medullarrohres, einer doppelten Chorda etc. kommen müssen. Aber die Ursache dieser scheinbaren Doppelbildungen, die in Wirklichkeit, wie HERTWIG mit Recht betont, Spaltbildungen sind, ist nicht in dem Ausbleiben einer Konkrescenz, sondern in dem Ausbleiben der allmählichen Verkleinerung des Urmundes in der von mir angegebenen Weise zu erblicken.

Abgesehen davon, dass HERTWIG von einer, meiner Überzeugung nach, falschen Auffassung der Schließung des Urmundes ausgeht, leidet seine Theorie noch an einer Halbheit. Sie postulirt bloß eine Verwachsung des Rückens, nicht auch eine solche des Bauches. Beim Amphioxus und den Amphibien ist die Bauchseite von Anfang an einfach und einheitlich und es ist daher in der Art ihrer Entwicklung nicht einmal die Möglichkeit zur Bildung einer falschen Auffassung gegeben. Die Konkrescenztheorie HIS' ist in dieser Hinsicht viel radikaler, indem sie eine Verwachsung des ganzen Embryo, und nicht bloß seines Rückens, verlangt.

Eine willkommene Bestätigung meiner Auffassung erblicke ich

in den Beobachtungen v. DAVIDOFF's über die Entwicklung von Distaplia magnilarva[51], einer zusammengesetzten Ascidie. v. DAVIDOFF ist schon zwei Jahre vor HERTWIG zu Ansichten gelangt, welche den in der »Urmundtheorie« entwickelten ungemein ähnlich sind. Bei Distaplia setzen die großen Entodermzellen der Verkleinerung des Urmundes ein mechanisches Hindernis entgegen; Nervensystem und Mesoderm kommen daher schon vor dem Verschluss des Urmundes zur Entwicklung. Dass es auch hier nicht, wie v. DAVIDOFF meint, zu einer wirklichen Konkrescenz kommt, scheint mir daraus hervorzugehen, dass keine seiner zahlreichen, gewiss sehr naturgetreuen Abbildungen eine Naht erkennen lässt. Ich schließe daraus, dass auch hier die Urmundränder in der von mir oben geschilderten Art gegen einander vorrücken.

Übrigens weiß man seit Langem, dass der Urmund bei vielen Wirbellosen die Form eines langen Schlitzes hat; so habe ich u. A. selbst den Urmund von Planorbis als einen, fast über die ganze künftige Bauchfläche sich erstreckenden Schlitz beschrieben. Freilich dachte man, so lange es noch keine entwicklungsmechanischen Spitzfindigkeiten gab, nicht daran, aus der Form und der Art des Verschlusses des Urmundes die Berechtigung herzuleiten, den Embryo aus der Verwachsung einer rechten und linken Körperhälfte hervorgehen zu lassen. —

Die Auffassung der Mesodermbildung hängt, wie erwähnt, wesentlich von der Stellung ab, die man zu einer der Konkrescenztheorien einnimmt; sie hängt außerdem auch von der Stellung ab, die man zur Frage nach der Gastrulation der Wirbelthiere überhaupt einnimmt. Da nun die Ansichten darüber sehr weit aus einander gehen, so ist nicht zu erwarten, dass die Auffassung der Mesodermbildung eine einheitliche sein werde.

Ich habe zu zeigen versucht, dass das Mesoderm bei allen Wirbelthieren in wesentlich der gleichen Weise entsteht und habe dasselbe je nach dem Ort seiner Entstehung als gastrales und peristomales unterschieden. Wer nun, wie MINOT, O. HERTWIG, v. DAVIDOFF u. A. ein Anhänger einer der Konkrescenztheorien ist, kann selbstverständlich nur ein peristomales Mesoderm gelten lassen, da die dorsale Darmwand, aus welcher das gastrale Mesoderm den Ursprung nehmen soll, erst durch die Verwachsung der Urmund-

[51] l. s. c.

ränder entsteht. Daher ist es nur eine logische Konsequenz der »Urmundtheorie«, wenn O. HERTWIG sagt: »Alles, was auf vorgerückteren Entwicklungsstadien nach der Ausdrucksweise von RABL in topographischer Beziehung als gastraler Mesoblast bezeichnet werden kann, ist auf jüngeren Entwicklungsstadien ebenfalls peristomal gewesen und erst durch den Verschmelzungsprocess der Urmundränder gastral geworden. Mit einem Wort: bei den Wirbelthieren entsteht das mittlere Keimblatt überhaupt nur durch Einfaltung von den Urmundrändern aus«. Ähnlich äußert sich v. DAVIDOFF in Beziehung auf die Ascidien; er sagt: »Die ersten Mesodermzellen entstehen noch vor dem Verschluss des Urmundes in dessen Umkreise aus ihren Gonaden, also ist der Komplex derselben auf diesem Stadium als peristomales Mesoderm zu bezeichnen. Hieraus folgt, dass das peristomale Mesoderm der Ascidien sich im weiteren Verlaufe der Entwicklung zum gastralen herausbildet, oder dass das gastrale Mesoderm ursprünglich peristomales Mesoderm ist.«

Wie ich schon vor 20 Jahren in meiner Arbeit über die Entwicklung der Malermuschel, dann später in der Arbeit über die Entwicklung der Tellerschnecke und zuletzt im ersten Theil der »Theorie des Mesoderms« ausführlich aus einander gesetzt habe, war ich immer der Überzeugung, dass die Bildung des Mesoderms vom Urmundrande aus als der primitivste, ursprünglichste Bildungsmodus dieses Keimblattes anzusehen sei. Meine Beobachtungen über die Bildung des Mesoderms der Wirbelthiere aber haben mich zu dem Schlusse geführt, dass dieser ursprüngliche Bildungsmodus schon bei den gemeinsamen Stammformen der Wirbelthiere und Tunicaten eine Modifikation erfahren haben musste, in so fern sich die Bildungszone des Mesoderms vom Urmundrande auf die dorsale Wand der Urdarmes ausgedehnt hatte. Nur so glaubte ich die Thatsache verstehen zu können, dass bei allen Wirbelthieren bei ungestörter Entwicklung ein Theil des Mesoderms vom Urmundrand, ein anderer von der dorsalen Darmwand den Ursprung nimmt. Ich habe aber nachdrücklich betont, dass sowohl peristomales, als gastrales Mesoderm aus dem Entoderm entstehen und dass die Ursprungslinie des gastralen Mesoderms sich stets in die des peristomalen fortsetzt. Die Unterscheidung war also, wie O. HERTWIG richtig bemerkt, in so fern eine topographische.

Während sich aber O. HERTWIG und v. DAVIDOFF — mit der oben erwähnten Einschränkung — noch einigermaßen mit meiner Auffassung abzufinden vermögen, nimmt MINOT eine direkt ablehnende

Haltung ein. In seinem Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte[52] lesen wir den geradezu unglaublichen Satz: »We now know positively, that in all vertebrates there is a distinct and unmistakable mesoderm, which spreads out from the primitive streak in all directions and has distinctive histological characteristics.« Also ein Primitivstreif bei allen Wirbelthieren! Wer hat je von einem Primitivstreif des Amphioxus oder Petromyzon gehört? Nach MINOT entsteht das Mesoderm bei allen Wirbelthieren unpaar und die paarige Anlage ist eine sekundäre Erscheinung.

Meine Beobachtungen über die Bildung des Mesoderms der Selachier, die zu ganz ähnlichen Resultaten, wie jene RÜCKERT's geführt hatten, wurden, LWOFF ausgenommen, von allen späteren Untersuchern in allen wesentlichen Punkten bestätigt. Am meisten, immerhin aber auch nur in untergeordneten Details, weicht die Darstellung C. K. HOFFMANN's[53] ab; am engsten schließen sich ihnen die vortrefflichen Untersuchungen H. E. und F. ZIEGLER's[54] an. Ich darf mich daher wohl über das abfällige Urtheil MINOT's[55], der selbst darüber nichts untersucht hat, trösten, wenn er sagt: »Unfortunately RABL overlooked the phenomena of concrescence, and consequently reached conclusions as to the development of the mesoderm, which I feel no hesitation in pronouncing erroneous.« Natürlich! Ich besitze kein Verständnis für die Konkrescenztheorie, folglich geht mir jedes Verständnis für die erste Entwicklung und also auch für die Bildung des Mesoderms ab. Diese Phrase wird von MINOT bei jeder Gelegenheit wiederholt. — Wie gesagt, macht LWOFF[56] unter meinen Nachuntersuchern eine Ausnahme. Er bestätigt zwar in vielen Punkten meine Angaben, meint aber, dass an der Bildung des Mesoderms auch das Ektoderm betheiligt sei. Ferner hält er es für sicher, dass sich zwischen gastralem und peristomalem Mesoderm vom Entoderm noch Zellen ablösen, die sich theils dem gastralen, theils dem peristo-

---

[52] CHARLES-SEDGWICK MINOT, Human Embryology. New York 1892; deutsch von KÄSTNER unter dem Titel: Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1894; das Kapitel über das Mesoderm erschien zuerst im »American Naturalist«. Okt. 1890.

[53] C. K. HOFFMANN, l. s. c.

[54] E. H. und FR. ZIEGLER, l. s. c.

[55] l. s. c.

[56] BASILIUS LWOFF, Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. Moskau 1894.

malen Mesoderm anschließen, theils eine gewisse Selbständigkeit bewahren.

Was die Mesodermbildung bei anderen Anamniern betrifft, so erwähne ich zunächst die Arbeit GOETTE's[57] über Petromyzon. Nach GOETTE gliedert sich das Entoderm an der Decke des Urdarmes in drei Theile; der mittlere stellt die Anlage der Chorda, die beiden seitlichen die Mesodermplatten dar. »Chordaanlage und Mesodermplatten sind nur durch flache Kerben gegen einander abgegrenzt und bilden im Übrigen eine ununterbrochen zusammenhängende Platte, welche nur mit ihren Außenrändern in das peripherische Entoderm übergeht, zu beiden Seiten der Darmhöhle es aber mit den Chordarändern nur berührt.« Nachdem sich dann zunächst die Chordaanlage von den Mesodermanlagen abgetrennt und das Entoderm sich unter der Chorda zur neuen Decke des Urdarmes geschlossen hat, lösen sich auch die Mesodermplatten ab und ziehen sich zusammen. Diese Art der Entwicklung des Mesoderms möchte ich, wie es auch GOETTE thut, als eine Art Zwischen- oder Übergangsmodus zwischen der Mesodermbildung des Amphioxus auf der einen und der der höheren Wirbelthiere, zunächst der Selachier und Amphibien, auf der anderen Seite auffassen; indessen halte ich die Art, wie GOETTE die Mesodermbildung der Amphibien, vor Allem der Anuren, von der des Amphioxus ableitet, für nicht ganz richtig. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass das von GOETTE beschriebene Mesoderm gastrales Mesoderm ist. Ob, wie ich aus theoretischen Gründen für wahrscheinlich halte, auch ein peristomales Mesoderm vorhanden ist, muss vor der Hand dahingestellt bleiben. — Etwas anders lauten die Angaben v. KUPFFER's[58] und wieder anders die LWOFF's[59] über die Mesodermbildung von Petromyzon.

Hinsichtlich der Mesodermbildung der Teleostier hebe ich nur die Arbeiten SOBOTTA's[60] und LWOFF's[61] hervor. Die Angaben des Ersteren lassen sich ungezwungen mit meiner Auffassung des Mesoderms vereinigen, die des letzteren nicht.

Was die Amphibien betrifft, so hat die Arbeit SCHWINK's[62] über die Entwicklung des Mesoderms und der Chorda von Triton und Rana

---

[57] l. c. [58] l. c. [59] l. c.

[60] SOBOTTA, Über Mesoderm-, Herz-, Gefäß- und Blutbildung bei Salmoniden. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Straßburg. 1894.

[61] l. c.

[62] F. SCHWINK, Über die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. München 1889.

in der Hauptsache eine Bestätigung der Resultate O. HERTWIG's au dem Jahre 1882 gebracht und steht daher auch mit meiner Auffassung im Einklang. Wesentlich anders lauten die Angaben O. SCHULTZE's[63], was wieder mit seiner Auffassung des Primitivstreifs von Rana im Zusammenhang steht. SCHULTZE's Angaben fanden später durch ROBINSON und ASSHETON[64] eine Widerlegung, welche zeigten, dass das Ektoderm vor dem Blastoporus nie in der von SCHULTZE beschriebenen Art mit dem Entoderm und daher auch nicht mit dem aus dem Entoderm sich hervorbildenden Mesoderm und der Chorda verwächst. Einen Sonderstandpunkt nimmt auch hier, wie in der Frage nach der Bildung der Keimblätter überhaupt, LWOFF[65] ein.

Unter den Arbeiten über die Mesodermbildung der Amnioten nehmen diejenigen WILL's und MITSUKURI's unbedingt die erste Stelle ein. Ihnen schließt sich MEHNERT an, der zu ganz ähnlichen Resultaten gelangt ist. Dagegen hält die Arbeit LWOFF's, der einige Stadien von Lacerta auf die Mesodermbildung hin untersuchte, mit den genannten keinen Vergleich aus[66]. Sowohl WILL und MITSUKURI, als MEHNERT unterscheiden ein gastrales und ein peristomales Mesoderm (WILL und MEHNERT nennen das letztere »prostomial«) und lassen beide in derselben Weise aus dem Entoderm der dorsalen Darmwand, beziehungsweise des Urmundrandes hervorgehen, wie ich dies für die Selachier, Vögel und Säugethiere dargethan habe. Auch hier bestehen nur kleine, unbedeutende Differenzen in der Auffassung der einzelnen Autoren und diese treten gegenüber der principiellen Übereinstimmung ihrer Beobachtungen ganz in den Hintergrund. Durch diese Untersuchungen ist für die Ableitung des Mesoderms der Amnioten ein vollkommen sicherer Grund gelegt und wenn die neueren Untersuchungen über die Entwicklung des Mesoderms der Säugethiere[67] sich noch nicht mit ihnen in Einklang bringen lassen,

[63] l. c. [64] l. c. [65] l. c.

[66] Vergleiche außer den früher citirten Arbeiten der Genannten noch: K. MITSUKURI, On the paired Origin of the Mesoblast in Vertebrata. Anatom. Anzeiger. VI. Jahrg. 1891; Ders., On Mesoblast Formation in Gecko. Anatom. Anzeiger. VIII. Jahrg. 1893; ferner: L. WILL, Zur Frage nach der Entstehung des gastralen Mesoderms bei Reptilien. Anatom. Anzeiger. VIII. Jahrg. 1893.

[67] Vergleiche außer den früher citirten Arbeiten über die Entwicklung der Säugethiere noch: F. KEIBEL, Über die Entwicklungsgeschichte des Schweines. Anatom. Anzeiger. VI. Jahrg. 1891; Ders., Die Entwicklung des Mesoblast beim Schaf. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Straßburg. 1894 und R. BONNET, Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. 2. Vom Auftreten der ersten Ursegmente bis zur Bildung der Extremitätenstummeln. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1889.

so liegt dies wohl zum größten Theile daran, dass die Untersuchungen über die erste Entwicklung der Säugethiere mit ganz besonderen Schwierigkeiten zu kämpfen haben. Nach KEIBEL soll, wie schon früher erwähnt wurde, das Mesoderm bei der »zweiten Phase der Gastrulation« entstehen; bei allen von ihm untersuchten Formen, dem Kaninchen, Meerschweinchen und Schwein, soll sich das Mesoderm ausschließlich vom »Ektoblast des Primitivstreifs« bilden. Da er nun, wie alle anderen Untersucher, im Primitivstreif die verwachsenen Urmundränder erblickt, so kommt er zu dem Schlusse, dass bei den Säugethieren, ganz wie es der »Urmundtheorie« O. HERTWIG's entspricht, alles Mesoderm ursprünglich peristomales ist. — Anders schildern BONNET und HUBRECHT beim Schaf und der Spitzmaus die Bildung des Mesoderms. Sie unterscheiden zunächst einen »centralen oder ektoblastogenen Mesoblast«, der vom Primitivstreif aus entsteht, außerdem aber noch einen »peripheren oder entoblastogenen Mesoblast«, der von einer Verdickung des Randes des Darmentoderms aus entstehen soll. Letztere Bildungsweise wird von KEIBEL mit aller Entschiedenheit in Abrede gestellt und er nähert sich daher, meiner Meinung nach, der richtigen Auffassung der Mesodermbildung viel mehr, als BONNET und HUBRECHT. Alle aber begehen einen, wohl zuerst von v. KUPFFER gerügten Fehler, indem sie das Gewebe des Primitivstreifs für einen Theil des Ektoderms halten, während es doch jetzt durch die Untersuchungen über die Gastrulation der Reptilien keinem Zweifel mehr unterliegen kann, dass es dem Entoderm zugerechnet werden muss. —

Ich gehe nun zur Besprechung einiger Arbeiten über die späteren Schicksale des Mesoderms über. Dabei kann ich mich ziemlich kurz fassen; denn ich darf wohl sagen, dass sich in Beziehung auf die Art der Differenzirung des Mesoderms, vor Allem hinsichtlich der Ableitung der Muskulatur und des Bindegewebes, weitaus die Mehrzahl der Forscher in allen wesentlichen Punkten meinen Ausführungen angeschlossen hat. Seit dem Ende der achtziger Jahre hat sich ein mächtiger Umschwung in den Ansichten über das Mesoderm vollzogen. Damals stand die Parablasttheorie noch in voller Kraft und wenn auch schon von mancher Seite Protest gegen dieselbe eingelegt worden war, so war doch Niemand im Stande gewesen, eine klare und bündige, für alle Wirbelthiere gültige Antwort auf die Frage nach der Herkunft des Bindegewebes zu geben. Heute dürfte es wohl Niemandem mehr in den Sinn kommen, die Wirbelthiere als den Ausdruck einer Symbiose zweier grundverschiedener Keime, des

Archiblasts und des Parablasts, anzusehen. Freilich hat sich dieser Umschwung nicht ganz friedlich vollzogen und es wurde noch mancher Versuch gemacht, die Parablasttheorie zu retten. Der Erste, der nach meinen Würzburger Vorträgen und dem Erscheinen des ersten Theiles der »Theorie des Mesoderms« gegen mich auftrat, dürfte wohl KÄSTNER[68], ein Schüler HIS', gewesen sein. Er suchte den Nachweis zu führen, dass von der Innenfläche der von mir sogenannten Cutislamelle des Urwirbels in großer Menge Zellen austreten, um zu animalen Muskelfasern zu werden. Dabei hat er nur den Fehler begangen, alle in Theilung begriffenen Zellen dieser Lamelle auswandern und zu Muskelzellen werden zu lassen. In der Darstellung des Baues und der Differenzirung der Urwirbel greift er auf REMAK zurück und meint, dass beim Hühnchen in einem gewissen Stadium »die beiden Schichten der Rückentafel«, welch' letztere ungefähr dem entspricht, was wir heute Myotom oder Hautmuskelplatte nennen, »durch parablastische Gewebe, die von außen eindringen, von einander getrennt« werden. Zwei Jahre später[69] — KÄSTNER war mittlerweile in Neapel gewesen und hatte Selachier untersucht — ließ er eine größere Abhandlung erscheinen, die zunächst wohl, wenn dies auch nicht offen gesagt wurde, den Zweck verfolgte, an Stelle meiner Darstellung eine andere, natürlich korrektere, zu setzen. Ich könnte eine ganze Blüthenlese ergötzlicher Aussprüche aus dieser Abhandlung bringen, begnüge mich aber mit ein paar Beispielen. So heißt es einmal: »Urwirbel treten bei Selachiern nicht selbständig auf«; ein ander Mal stellen an einem und demselben Querschnitt durch einen Forellenembryo »rechter und linker Urwirbel zwei verschiedene Differenzirungsstadien« dar; wieder ein ander Mal heißt es: »Ein interessantes Zwischenstadium zwischen Amphioxus und den Cranioten bieten die Teleostier« und so geht es weiter. Interessant ist aber dabei, dass KÄSTNER in Neapel an der Parablasttheorie irre geworden zu sein scheint. Bei der Beschreibung von allerhand Zellverschiebungen, die nicht stattfinden, sagt er: »In meiner früheren Arbeit nannte ich jene, sich heraufschiebenden Zellen parablastische, ein Name, den ich jetzt, seiner theoretischen Voraussetzungen wegen

---

[68] S. KÄSTNER, Über die Bildung von animalen Muskelfasern aus dem Urwirbel. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. Supplementband. 1890.

[69] S. KÄSTNER, Über die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren. Mit besonderer Berücksichtigung der Selachier. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1892.

vermeiden will, um die Thatsachen klar zu stellen.« Hat KÄSTNER wohl dabei überlegt, dass er damit sagte, dass die Parablasttheorie den Thatsachen nicht entspricht?

Unter den Arbeiten, die seit der Monographie BALFOUR's über die Entwicklung der Selachier erschienen sind, nimmt die Abhandlung VAN WIJHE's »über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung der Exkretionsorgane bei Selachiern«[70] eine hervorragende Stelle ein. Ich habe dieselbe schon in der zweiten und, so weit das Exkretionssystem in Frage kam, in der dritten Abhandlung zur »Theorie des Mesoderms« berücksichtigt. Wenn ich hier noch einmal darauf zurückkomme, so geschieht es, weil meine in den letzten Jahren neu angefertigten Präparate von Pristiurus mich in den Stand setzen, mich noch bestimmter, als dies früher geschah, gegen VAN WIJHE's Angabe auszusprechen, dass die Muskelfibrillen allseitig in den Zellen der Muskellamelle des Urwirbels zur Ausbildung kommen. An allen reinen Querschnitten durch die Mitte der Urwirbel überzeugt man sich, dass die ersten Muskelfibrillen stets und ausschließlich an der der Chorda zugewendeten, also basalen, Seite der Zellen, nie an der entgegengesetzten, in die Erscheinung treten. VAN WIJHE muss entweder Schiefschnitte oder Schnitte, welche nicht genau die Mitte der Urwirbel trafen, im Auge gehabt haben, als er seine Angabe niederschrieb. — Hinsichtlich des zweiten Punktes, in in welchem VAN WIJHE von meinen Angaben abweicht, nämlich der Frage nach der Betheiligung der Cutislamelle an der Bildung der Seitenrumpfmuskulatur, haben auch meine neuen Präparate keine volle Entscheidung gebracht; aber ich habe auch jetzt nichts gesehen, was gegen meine Auffassung und für diejenige VAN WIJHE's spräche. Eine andere Frage ist die, ob die dünne, einschichtige bei Embryonen von Acipenser, Lepidosteus und der Forelle unter der Cutis auftretende Lage von Muskelfasern aus der Muskellamelle oder Cutislamelle stammt. Nach dem, was ich an 8,3 mm langen Lepidosteusembryonen, den jüngsten, die ich bisher darauf hin untersucht habe, sah, bin ich geneigt, sie von der Muskellamelle abzuleiten. Jedenfalls werden noch eingehendere Untersuchungen nöthig sein, um diese Frage zu entscheiden.

Für die Amphibien hat MAURER[71] dieselbe Art der Differenzirung

---

[70] Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

[71] F. MAURER, Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrbuch. Bd. XVIII. 1892.

des Mesoderms beschrieben, welche ich für die Wirbelthiere im Allgemeinen und die Selachier im Besonderen aufgestellt hatte. Bei der principiellen Übereinstimmung unserer Resultate erscheint es überflüssig, genauer darauf einzugehen. Später hat MAURER[72] die weiteren Schicksale der primären Muskelzellen in der ganzen Wirbelthierreihe untersucht und ist in Beziehung auf die Histogenese der Muskelfasern zu Ansichten gekommen, die von unseren bisherigen sehr erheblich abweichen. So interessant seine Beweisführung und Schlussfolgerung ist und so gern ich die Sorgfalt seiner Untersuchungen anerkenne, so halte ich doch die Lösung der von ihm aufgeworfenen Frage für keine glückliche. Indessen habe ich keine Veranlassung, hier genauer darauf einzugehen.

Für die Amnioten haben meine Angaben u. A. DEXTER[73], KEIBEL[74], KOLLMANN[75] und BONNET[76] bestätigt. Freilich ist die Bestätigung nicht immer in meinem Sinne ausgefallen. So ist es entschieden unrichtig, wenn BONNET auf pag. 57 seines »Grundrisses der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere« den epithelialen Theil des Urwirbels als »Skleromyotom« bezeichnet und diesem das »axiale Mesenchym« gegenüberstellt; es wäre vielmehr das »axiale Mesenchym« als Sklerotom und der epitheliale Theil des Urwirbels als Myotom oder Hautmuskelplatte zu bezeichnen gewesen.

In der zweiten Abhandlung zur »Theorie des Mesoderms« habe ich meine Beobachtungen über die Entwicklung der Wirbelsäule, der Rippen und der Extremitäten der Selachier mitgetheilt. Über diese Gegenstände ist in den letzten vier Jahren viel gearbeitet worden. Über die Entwicklung der Wirbelsäule liegen Arbeiten von KLAATSCH[77],

---

[72] F. MAURER, Die Elemente der Rumpfmuskulatur bei Cyclostomen und höheren Wirbelthieren. Ein Beitrag zur Phylogenie der quergestreiften Muskelfaser. Morph. Jahrbuch. Bd. XXI. 1894.

[73] S. DEXTER, The somites and Coelome in the Chick. Anat. Anzeiger. VI. Jahrg. 1891.

[74] l. c.

[75] J. KOLLMANN, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1891.

[76] l. c.

[77] H. KLAATSCH, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. I. Über den Urzustand der Fischwirbelsäule. Morph. Jahrbuch. Bd. XIX. 1893; II. Über die Bildung knorpeliger Wirbelkörper bei Fischen. Ebenda. Bd. XX. 1893; III. Zur Phylogenese der Chordascheiden und zur Geschichte der Umwandlungen der Chordastruktur. Ebenda. Bd. XXII. 1895.

Claus[78], v. Ebner[79] und Hasse[80] vor. Obwohl die genannten Forscher in ihren Ansichten und Angaben vielfach von einander abweichen, so stimmen sie doch in einem Punkte mit einander überein: alle halten nämlich die Elastica externa für ein Produkt der Chorda, lassen sie Anfangs überall dicht der Elastica interna aufliegen und geben an, dass später Zellen des Sklerotoms zwischen beide eindringen und sie von einander trennen. Diese einwuchernden Zellen sollen die sogenannte innere zellige Chordascheide oder den primären Wirbelkörper im Sinne Goette's bilden. Dagegen habe ich in der erwähnten Abhandlung die Ansicht vertreten, dass die Elastica externa ein Produkt des Sklerotoms ist und dass schon von den ersten Stadien an, in welchen ich eine Elastica externa nachzuweisen vermochte, einzelne, allerdings zunächst noch sehr spärliche Zellen zwischen beiden Elasticae gelegen sind. Da ich die Absicht habe, auf diese Frage noch in einer der nächsten Abhandlungen ausführlich zurückzukommen, so begnüge ich mich hier mit ein paar Bemerkungen. Meiner Ansicht nach hat man mit dem Namen Elastica externa mehrere, sehr verschiedenartige Gebilde bezeichnet, Gebilde, die genetisch gar nichts mit einander gemein haben und zwischen denen daher auch keinerlei Homologien bestehen. Was Hasse, Klaatsch und v. Ebner bei Petromyzon und Acipenser als Elastica externa bezeichnen, ist ein Produkt der Chorda oder, um mit Hasse zu reden, die äußerste Schicht der Cuticula chordae; sie hat mit der Elastica externa der Selachier und Dipnoer gar nichts zu thun. Eben so wenig ist die von Hasse bei Triton beschriebene Elastica externa oder, wie er sie nennt, Cuticula sceleti mit dem gleichnamigen Gebilde der Selachier und Dipnoer auf der einen und der Cyclostomen und Ganoiden auf der andern Seite zu vergleichen; sie ist vielmehr die erste, vom Sklerotom zur Ausbildung gebrachte Schicht von Knochen. Man hat also, meiner Ansicht nach, dreierlei Gebilde mit einem und

---

[78] C. Claus, Über die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden äußeren Elastica. Sitzungsberichte der kais. Akademie der Wiss. in Wien. 1894.

[79] V. v. Ebner, Über die Chordascheiden der Fische. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft in Berlin 1896 und seine Arbeiten über Amphioxus, Petromyzon, Myxine und Acipenser in den Sitzungsberichten der kais. Akademie der Wiss. in Wien. 1895.

[80] C. Hasse, Sechs Abhandlungen über die Entwicklung der Wirbelsäule. 1) Triton taeniatus, 2) ungeschwänzte Amphibien, 3) Elasmobranchier, 4) Dipnoer, 5) Ganoiden, 6) Cyclostomen. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. LIII, LV und LVII. 1892 und 1893.

demselben Namen bezeichnet. Was aber die von allen Autoren beschriebenen Löcher in der Elastica externa der Selachier betrifft, durch welche Zellen des Sklerotoms einwuchern sollen, so kenne ich sie seit Langem; aber ich habe sie nur bei älteren, nie bei jüngeren Embryonen gesehen. Ich habe sie auch bei Protopterus gefunden und ihre Vertheilung und Anordnung genau untersucht. Es ist ganz richtig, dass man innerhalb der Löcher häufig Zellen findet, die so gestellt sind, dass man den Eindruck bekommt, als wucherten sie aus der äußeren zelligen Chordascheide in die innere hinein; aber dies ist, wie gesagt, nur bei entwickelten Thieren oder älteren Embryonen der Fall, bei welchen die innere zellige Chordascheide schon eine beträchtliche Dicke besitzt. Nie findet man dagegen solche Löcher in jenen frühen Stadien, auf welche es hier in erster Linie ankommt. Ich kann also an meiner früheren Darstellung, trotz des Widerspruches aller späteren Untersucher, nichts ändern. Ich will dabei ganz davon absehen, dass sie alle einen Standpunkt vertreten, der sich mit dem gegenwärtigen Stande unserer histogenetischen Kenntnisse ganz und gar nicht in Einklang bringen lässt. Man bedenke nur: ein zellenloses Produkt eines Gewebes, wie es doch zweifellos die Elastica externa der Selachier ist, soll sich von seinem Mutterboden ablösen, durch ein fremdes, von außen eindringendes Gewebe von demselben getrennt werden und dabei doch nicht bloß stets erhalten bleiben, sondern sogar allmählich an Ausdehnung gewinnen! Wo giebt es einen Vorgang, der sich nur entfernt mit diesem vergleichen ließe?

Was die Entwicklung der Rippen betrifft, so hat sich zu Gunsten meiner Auffassung der Selachierrippen, wie der Rippen überhaupt, unlängst einer der besten Kenner des Wirbelthierskelets, Baur[81], ausgesprochen. Es kann mir daher ziemlich gleichgültig sein, wenn Göppert[82] derselben entgegentritt. Wenn sich aber Göppert gegen meine Beobachtungen wendet, so erkläre ich mich gern bereit, einmal auf einer Anatomenversammlung meine Präparate über Rippenentwicklung zu demonstriren, freilich nur unter der Bedingung, dass Göppert's Präparate unmittelbar neben den meinigen zur Demon-

---

[81] G. Baur, Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 1894.

[82] E. Göppert, Zur Kenntnis der Amphibienrippen. Vorläufige Mittheilung. Morph. Jahrbuch. Bd. XXII. 1895 und Ders., Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. Ebenda. Bd. XXIII. 1895.

stration gelangen. Ich bin keinen Augenblick darüber im Zweifel, wie das Resultat einer solchen Doppeldemonstration ausfallen wird. Es ist nicht zu leugnen, dass GÖPPERT's Beobachtungen mit der Theorie GEGENBAUR's übereinstimmen; aber es geht mit ihnen, wie es nicht so ganz selten mit Beobachtungen geht: nicht sie stützen die Theorie, sondern die Theorie stützt sie.

Über die Entwicklung der paarigen Flossen der Selachier ist vor drei Jahren eine vorzügliche, sehr ausführliche Arbeit MOLLIER's[83] erschienen. Diese Arbeit brachte, wie MOLLIER selbst ausdrücklich anerkennt, in allen wesentlichen Punkten eine Bestätigung meiner Angaben. Nur in einem Punkte weicht MOLLIER von mir ab. Ich hatte gezeigt, dass wir aus der Zahl der Radien der Brust- und Bauchflosse der Rajiden die Zahl der Rumpfwirbel zu berechnen vermögen und hatte dafür die Formel $\frac{R}{2} + 4 = W$ aufgestellt. In dieser Formel bedeutete R die Zahl der Radien, W die Zahl der Rumpfwirbel. MOLLIER glaubt nun aus Gründen, die ich hier nicht näher erörtern will, dass diese Formel nicht ganz den thatsächlichen Verhältnissen entspricht, dass sie vielmehr zu lauten habe: $\frac{R}{2} + 2 = W$. Ich kann in dieser Richtigstellung, wenn sie wirklich eine solche sein sollte, worüber ich mir vor der Hand kein Urtheil erlaube, keine »principielle Differenz«, wie MOLLIER meint, sondern nur eine untergeordnete Modifikation meiner Formel erblicken. Von principieller Wichtigkeit dagegen scheint es mir, dass in dem vorliegenden Falle zum ersten Mal die Möglichkeit dargethan wurde, gewisse Organisationsverhältnisse einer Thierform zu berechnen, wenn die nöthigen Prämissen hierzu gegeben sind.

Nachdem ich einmal auf diese Möglichkeit aufmerksam geworden war, habe ich den Gegenstand stets im Auge behalten und bin dabei zu Ergebnissen gelangt, welche mir von der größten allgemeinen Bedeutung zu sein scheinen. So habe ich, wie noch in einer der folgenden Abhandlungen zur Theorie des Mesoderms ausführlich gezeigt werden soll, u. A. gefunden, dass man aus der Zahl der Bauchschilderreihen und der Zahl der Schuppenringe des Schwanzes einer Eidechse einen annähernd sicheren Schluss auf die

[83] S. MOLLIER, Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Anatomische Hefte. Herausgegeben von MERKEL und BONNET. 1893.

Zahl der Rumpf- und Schwanzwirbel ziehen kann. Nun ist es aber bekannt, in welch innigen Wechselbeziehungen die Zahl der Wirbel zu der Zahl der primären Segmente der Seitenrumpfmuskulatur und diese wieder zu der Zahl der Spinalnerven und segmentalen Gefäße steht, und man wird also aus der Zahl der Wirbel und indirekt sogar aus der Beschaffenheit des Hautskelettes mit ziemlicher Sicherheit eine ganze Reihe anderer Organisationsverhältnisse zu berechnen vermögen. Eben so ließe sich leicht zeigen, dass zwischen der Zahl der Rumpfwirbel und der Zahl der primären Urnierenkanälchen ein ganz bestimmtes, numerisch ausdrückbares Wechselverhältnis besteht und dass man unter Berücksichtigung gewisser Cautelen im Stande ist, indirekt aus der Zahl der Bauchschilderreihen einen Schluss auf die Zahl der primären Urnierenkanälchen zu ziehen. —

Diese und andere Thatsachen werden allerdings nur Denjenigen in Erstaunen setzen, der nicht voll und ganz durchdrungen ist von der unabänderlichen Gesetzmäßigkeit alles Geschehens; wer aber bedenkt, wie sich in jeder Schuppe eines Fisches oder Reptils, in jeder Feder eines Vogels, in jedem Zahn eines Säugethieres die ganze Art widerspiegelt, für den verlieren auch jene Thatsachen das Sonderbare, das ihnen vielleicht auf den ersten Blick anhaftet.

Jene innigen Wechselbeziehungen zwischen den einzelnen Organen des Körpers, Wechselbeziehungen, welche, wie die Beispiele von den Rajiden und der Eidechse zeigen, zahlenmäßig zum Ausdrucke gebracht werden können, legen den Gedanken nahe, dass es einmal, wenn unsere entwicklungsgeschichtlichen und anatomischen Kenntnisse ungleich bessere sein werden als heut zu Tage, gelingen werde, für jede genau untersuchte Thierform eine Formel zu finden, welche uns in den Stand setzt, die gesammte Organisation derselben mit voller Sicherheit zu berechnen. Und wenn wir für eine große Zahl mehr oder weniger verwandter Formen derartige Formeln ermittelt hätten, so dürften wir wohl auch die Hoffnung hegen, dass uns einmal die Möglichkeit eröffnet würde, zu zeigen, wie durch die Einführung eines neuen oder die Ausschaltung eines alten Faktors die eine Form sich aus der anderen entwickelt habe. Es ist dies wesentlich derselbe Gedanke, den Mach vor zwei Jahren in einem Vortrage »über das Princip der Vergleichung in der Physik« zum Ausdrucke brachte, indem er sagte: Wir dürfen hoffen, »dass vielleicht ein Mathematiker, welcher das Thatsachencontinuum der Embryologie auf sich wirken lässt, dem die Paläontologen der Zukunft

vielleicht mehr Schaltformen und Abzweigungsformen zwischen dem Saurier der Vorwelt und dem Vogel der Gegenwart vorführen können, als dies jetzt mit dem vereinzelten Pterodactylus, Archaeopteryx, Ichthyornis etc. geschieht, dass dieser uns durch Variation einiger Parameter wie in einem flüssigen Nebelbild die eine Form in die andere überführt, so wie wir einen Kegelschnitt in den anderen umwandeln«.

Prag, im Oktober 1896.

Als ich vor dreizehn Jahren die beiden großen Mesodermzellen von Unio fand und mir, wenige Jahre später, dieselbe Beobachtung an Planorbis gelang, war es mein lebhafter Wunsch, auch die anscheinend so differente Bildungsweise des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere aus eigener Anschauung kennen zu lernen. Meine damaligen Verhältnisse waren aber einer solchen Untersuchung nicht günstig.

Eine Arbeit über einen anderen Gegenstand hat mich vor etwa zwei Jahren wieder zu der ursprünglichen Frage zurückgeführt. Seit längerer Zeit mit der Untersuchung der Entwicklung des Wirbelthierkopfes beschäftigt, fand ich nämlich, dass es zu einer ersprießlichen Erledigung einiger der wichtigsten Punkte unerlässlich sei, gewisse Differenzirungsprocesse des Mesoderms im Bereiche des Rumpfes einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Vor Allem war mir klar, dass es zur Lösung des so überaus schwierigen und anziehenden Problems der Metamerie des Wirbelthierkopfes unbedingt erforderlich sei, vorerst den Begriff eines Wirbelthier-Metamers sicherzustellen. Die Außerachtlassung dieser Forderung hat es mit sich gebracht, dass man Mesodermabschnitte, die mit wirklichen Metameren nur in dem einen Punkte übereinstimmen, dass sie ungefähr dieselbe Länge wie diese besitzen, schlechtweg als Mesodermsegmente bezeichnet hat. So ist man dazu geführt worden, eine viel größere Zahl von »Kopfsomiten« anzunehmen, als thatsächlich vorhanden sind. Die Nerven mussten sich dieser Annahme

fügen; Kopfnerven, welche mit Spinalnerven nur das Eine gemeinsam haben, dass sie eben auch Nerven sind, wurden als segmentale, dem Typus der spinalen sich anreihende bezeichnet und jedem Somit wurde ein Nerv zugetheilt. War die Zahl der Nerven zu groß, so war ein Somit ausgefallen, war die Zahl der Somiten zu groß, so hatte sich der betreffende Nerv einfach einem seiner Nachbarn angeschlossen. So ist die große Verwirrung entstanden, die heute das ganze Problem der Metamerie des Wirbelthierkopfes kennzeichnet.

Es musste mir also zunächst darum zu thun sein, die Charaktere eines Rumpfsegmentes oder eines Segmentes überhaupt festzustellen und dabei wieder die wesentlichen, jedem Segmente in gleicher Weise zukommenden von den unwesentlichen, auf einzelne Körperabschnitte beschränkten zu scheiden. Zu dieser Untersuchung wurde ich um so mehr angeregt, als ich durch die Mittheilungen Hatschek's Kenntnis erhalten hatte von den höchst eigenthümlichen und interessanten Vorgängen, welche sich am Mesoderm des Amphioxus in späteren Entwicklungsstadien vollziehen.

War mir nun die Lösung dieser Frage so weit gelungen, dass ich einen festen Boden für die Beurtheilung der Processe, die sich im Kopfe abspielen, gewonnen hatte, so schien es mir andererseits auch wünschenswerth, das Mesoderm bis zu jenen Stadien zurückzuverfolgen, in welchen sich die Art seiner Entstehung aus den primären Blättern erkennen ließ. Eine größere Zahl von Keimscheiben von Pristiurus, die ich aus Neapel mitgebracht hatte, wurde zum Ausgange der Untersuchung genommen. Dann wurden junge Keimscheiben des Huhnes, der Taube und des Kaninchens in Schnittserien zerlegt und die erhaltenen Bilder unter einander und mit denen von Pristiurus verglichen. Die bei dieser Untersuchung gewonnenen Thatsachen und die aus den Thatsachen resultirenden Schlüsse sind so einfach, dass ich Anfangs selbst davon überrascht war. Dadurch wurde ich aber auch angeregt, die Mesodermbildung der Wirbelthiere im Lichte der an den wirbellosen Bilaterien gewonnenen Erfahrungen zu betrachten und zu untersuchen, ob und in wie weit die Mesodermbildung aller Bilaterien auf ein gemeinsames Grundschema zurückzuführen sei.

Dem Gesagten zufolge zerfällt die vorliegende Abhandlung in zwei Theile; der erste beschäftigt sich mit der Entstehung, der zweite mit der weiteren Differenzirung des mittleren Keimblattes. Im ersten Theile habe ich hauptsächlich solche Stadien der Mesoderm-

bildung beschrieben, welche mir für die einheitliche Auffassung dieses Keimblattes und die Zurückführung seiner Entstehung auf die Mesodermbildung der wirbellosen Bilaterien von Wichtigkeit zu sein schienen. Im zweiten Theile sind es namentlich die Befunde über die Entwicklung der Seitenrumpfmuskelmasse und über den Ursprung der Bindesubstanzen, auf die ich einen größeren Nachdruck legen möchte. Auch hinsichtlich der Entwicklung der Exkretionsorgane bin ich zu einigen, nicht unwichtigen neuen Ergebnissen gelangt. Den allgemeinen Betrachtungen des zweiten Theiles habe ich eine Erörterung einiger wichtiger histologischer Probleme angeschlossen, in denen ich zu zeigen versucht habe, wie die verschiedenen Gewebsarten auf Epithelien zurückgeführt werden können und wie dadurch, dass bald der eine, bald der andere Charakter des Epithels in den Vordergrund tritt und einseitig ausgebildet wird, während gleichzeitig die anderen Charaktere ganz oder theilweise unterdrückt werden, das Gewebe seinen epithelialen Charakter mehr und mehr verliert. Es liegen diesen Erörterungen ziemlich ausgedehnte Untersuchungen zu Grunde, die mich zu der ganz bestimmten Überzeugung geführt haben, dass kein Gewebe, mag es noch so sehr von dem gewöhnlichen Bilde eines Epithels abweichen, seinen epithelialen Ursprung verleugnet.

Ich bin mir wohl bewusst, dass ich viele wichtige, im Laufe der Untersuchung sich mir aufdrängende Fragen nicht nur nicht zu lösen, sondern auch kaum der Lösung entgegenzuführen vermocht habe. In solchen Fällen war ich stets bestrebt, die Unsicherheit des Urtheils oder der Beobachtung scharf hervortreten zu lassen; dadurch kann andererseits die Darstellung dessen, was als sicher leicht zu konstatiren ist, nur gewinnen. Wenn man daher auch an mehr als einer Stelle die wünschenswerthe Klarheit vermissen wird, so kann ich doch den Vorwurf, den man mir daraus machen kann, nicht allzu schwer nehmen; denn der Forscher soll die Wahrheit über Alles halten; er darf sie nie der Klarheit zum Opfer bringen: denn was heute nicht ganz klar ist, kann es morgen werden; was aber heute eine Lüge ist, bleibt in alle Ewigkeit eine Lüge.

Hinsichtlich der Litteratur habe ich mich in einiger Verlegenheit befunden. Ich war bestrebt, nur die wichtigsten Arbeiten zu citiren und habe daher auch viele Arbeiten, die ich genau excerpirt hatte, nicht berücksichtigt. Ich glaube damit im Sinne der Mehrzahl der Leser gehandelt zu haben; mir selbst sind wenigstens Abhandlungen, die eigentlich nur aus Referaten bestehen, immer widerlich gewesen.

Je weniger Einer in seinem eigenen Kopfe hat, um so mehr nimmt er aus fremden. Nur dann, wenn es mir für die Beweisführung nöthig erschien und diese nicht aus meinen Beobachtungen allein zu erbringen war, habe ich mich bestrebt, ausführlicher zu sein; dies ist namentlich mit Rücksicht auf die Mesodermentwicklung der Wirbellosen geschehen.

I.

Über die Bildung des Mesoderms.

Ich habe die Mesodermbildung der Selachier und Vögel untersucht; außerdem habe ich einige junge Keimscheiben des Kaninchens, welche, wie ich glaube, die Mesodermbildung noch erkennen lassen, in Schnittserien zerlegt.

a) Selachier. Die Untersuchungen wurden an Keimscheiben von Pristiurus melanostomus angestellt. Ich gehe bei der Beschreibung von einem Stadium aus, welches man als das Höhestadium der Mesodermbildung bezeichnen kann; es entspricht dem Stadium *B* Balfour's. Die Keimscheibe ist von rundlicher oder ovaler Gestalt und trägt in der Mitte des Hinterrandes die »Embryonalanlage«. Diese stellt eine knötchenförmige Verdickung des Randes dar, deren Länge der Breite ungefähr gleichkommt und die vorn abgerundet endigt. Diese knötchenförmige Erhebung trägt an ihrer oberen Fläche eine Furche, die hinten in eine seichte Einkerbung des Blastodermrandes ausläuft, vorn in einiger Entfernung vom Vorderende des Knötchens aufhört. Die Furche wird von zwei Falten begrenzt, welche vor ihr bogenförmig in einander übergehen. Sie ist der Vorläufer der Medullarfurche; ich will sie aber aus einem später zu erwähnenden Grunde zunächst nicht als Medullar-, sondern als Rückenfurche bezeichnen. Die beiden seitlichen Falten sind die Vorläufer der Medullarfalten oder Medullarwülste und sollen zunächst Rückenfalten oder Rückenwülste heißen. Der dieselben vor der Rückenfurche verbindende bogenförmige Wulst entspricht der »Kopffalte« Balfour's. Die beiden Rückenwülste sind vorn stärker hervorgewölbt als hinten und laufen hier zur Seite des Hinterendes der Rückenfurche in den verdickten Blastodermrand aus. Die Rückenfurche ist hinten breit und flach und verschmälert und vertieft sich nach vorn allmählich; kurz hinter ihrem vordersten Ende ist sie mehr als doppelt so tief als hinten.

Eine Querschnittserie durch eine Keimscheibe dieses Stadiums giebt im Bereiche der Embryonalanlage von hinten nach vorn folgende Bilder. Die ersten (hintersten) Schnitte will ich übergehen, da die hier vorliegenden Verhältnisse besser an Sagittalschnitten studirt werden können; ich will nur erwähnen, dass man in Folge der medianen Einkerbung des hinteren Blastodermrandes zunächst zwei symmetrische, von einander getrennte Querschnitthälften bekommt. Weiter vorn erhält man Bilder, wie eines auf Taf. VII Fig. 1 wiedergegeben ist. Die Figur stellt natürlich nur die Hälfte eines Querschnittes dar. Die Keimscheibe ist hier noch vom Dotter abgehoben, wesshalb dieser nicht mitgezeichnet ist. Man sieht zunächst, dass die Keimscheibe aus drei Blättern besteht und dass das mittlere (*mes*) an zwei Stellen (bei *gm* und *pm*) mit dem inneren zusammenhängt. Bei *pm* sieht man eine Kerntheilungsfigur mit schief gegen die Oberfläche gestellter Achse. Das Mesoderm bildet eine kompakte Zellmasse, die allenthalben dem Entoderm dicht anliegt, während sie vom Ektoderm durch einen ziemlich breiten Spaltraum getrennt ist. Das Ektoderm ist in der Mitte zu der von den Rückenwülsten (*rw*) begrenzten Rückenrinne (*r*) eingesenkt und liegt hier direkt dem Entoderm auf. Noch instruktiver sind Schnitte, welche durch die Mitte der Embryonalanlage hindurchgehen; ein solcher ist in Fig. 2 abgebildet. Ich will bei der Beschreibung desselben etwas länger verweilen und auch die histologischen Charaktere der drei Keimblätter in Betracht ziehen. Die Rückenrinne ist in dieser Gegend tiefer als hinten und wird dem entsprechend von höheren Rückenwülsten begrenzt. Das Ektoderm bildet eine in der ganzen Ausdehnung eines solchen Keimscheibenquerschnittes gleich dicke Schicht; nur am Boden der Rückenrinne ist es etwas dünner und bietet auch sonst einige Besonderheiten dar. Es stellt ein einschichtiges hohes Cylinderepithel dar; die Kerne der Zellen stehen jedoch nicht alle in gleicher Höhe und es kann dadurch stellenweise der Eindruck einer Mehrschichtigkeit hervorgerufen werden. Indessen stehen die meisten Kerne etwa in halber Höhe der Zellen oder dem freien Zellenende ein wenig näher als dem basalen. Das Protoplasma der Zellen ist reichlich von Dotterkörnchen durchsetzt; mehr in der basalen als in der freien Hälfte der Zellen. Die Zellgrenzen erscheinen als sehr feine, helle, körnchenlose Streifen. Am Boden der Rückenrinne sind die Zellen etwas niedriger und breiter und in Folge des geringeren Gehaltes an Dotterkörnchen heller; ihre Kerne sind hier mehr kugelig, während sie im übrigen

Ektoderm zumeist eine ovale Form haben. Am Blastodermrande biegt das Ektoderm in denjenigen Theil des Entoderms um, mit dem hier das Mesoderm im Zusammenhang steht.

Am Entoderm haben wir zwei Abschnitte zu unterscheiden; der eine, den wir als Chordaentoderm oder Chordaplatte bezeichnen wollen, bildet einen mäßig breiten, von hinten nach vorn ziehenden Streifen, den wir im Querschnitte bei Fig. 2 *chp* sehen. Er liegt direkt dem Boden der Rückenrinne an, ohne aber mit dem Ektoderm zu verschmelzen. Bei Sublimathärtung hebt sich meistens (vielleicht immer) das Ektoderm vom Chordaentoderm ab und es erscheint dann zwischen beiden ein breiter Spaltraum. Der andere, größere Abschnitt des Entoderms stellt das Darmentoderm (*ent*) vor; jedoch muss ich gleich bemerken, dass dasselbe nicht bloß den Darm, sondern auch den Dottersack aufbauen hilft. Das Entoderm besteht in seinen beiden Theilen, ähnlich dem Ektoderm, aus Cylinderzellen. Es ist dies allerdings am Darmentoderm in meinen Figuren nicht ersichtlich; ich habe mich aber an anderen Präparaten mit Sicherheit davon überzeugt. Das Protoplasma ist auch hier von Dotterkörnchen erfüllt.

Das Entoderm zeigt nun an zwei Stellen jeder Querschnitthälfte Besonderheiten. Zunächst bemerkt man zwischen Chordaentoderm und Darmentoderm eine kleine grubige Vertiefung und man kann sich leicht überzeugen, dass hier in so fern eine Kontinuitätstrennung des Entoderms besteht, als Chordaentoderm und Darmentoderm nicht unmittelbar in einander übergehen, sondern beide sich ins Mesoderm fortsetzen (*gm*). Im Grunde der Grube oder in geringer Entfernung davon bemerkt man häufig Theilungsfiguren, deren Achsen so stehen, dass sie ungefähr gegen die Grube hinzielen. Ähnliche Verhältnisse finden sich in der Nähe des Blastodermrandes; auch hier sieht man eine kleine grubige Vertiefung (*pm*) und die Wände der Grube setzen sich einerseits ins Mesoderm, andererseits ins Ektoderm des Umschlagsrandes, sowie in den lateralen Rand des Darmentoderms fort. Auch hier sieht man im Grunde der Grube oder nicht weit davon entfernt häufig Theilungsfiguren, mit der Achse gegen die Grube gerichtet. Es kann nicht zweifelhaft sein, dass von den beiden erwähnten Stellen aus die Bildung des Mesoderms erfolgt.

Das Mesoderm besteht aus zwei, in der Mitte durch das Chordaentoderm vollständig getrennten Massen; es liegt dem Entoderm viel

inniger an als dem Ektoderm, das sich allenthalben deutlich von ihm abhebt. Nur an den beiden erwähnten Stellen, also neben dem Chordaentoderm und in der Nähe des Blastodermrandes, steht es mit dem Entoderm in inniger Verbindung. In der Nähe dieser Ursprungsstellen liegen seine Zellen dicht an einander und stellen kompakte Massen dar; in einiger Entfernung davon lösen sich dagegen diese Massen mehr auf, indem die Zellen nur in lockerem Verband sich befinden. Die Mesodermzellen haben rundliche oder polyedrische Formen, kugelige Kerne und ein reichlich mit Dotterkörnchen erfülltes Protoplasma. Die Kerne scheinen in so fern eine regelmäßige Lagerung zu besitzen, als sie in den tiefsten, dem Darmentoderm aufliegenden Zellen nach unten, also gegen das Entoderm, und in den oberflächlichsten, dem Ektoderm zugewendeten nach oben zu liegen pflegen. Wir können in beiden Fällen die Kerne als bodenständig bezeichnen. An Keimscheiben, welche in Platinchlorid-Pikrinsäure gehärtet sind, behält das Mesoderm auch nach langem Auswaschen in Alkohol einen Stich ins Gelbliche (s. die Figuren).

Gehen wir in der Querschnittserie noch weiter nach vorn, so sehen wir, wie das Mesoderm jeder Schnitthälfte sich, entsprechend seinen beiden Ursprungsstellen, in zwei Theile sondert. Schnitte durch das Vorderende der Embryonalanlage geben daher Bilder, wie ein solches in Fig. 3 wiedergegeben ist. Wir sehen da das Mesoderm in eine mediale und laterale Partie getheilt, beide noch im Zusammenhang mit dem Entoderm ihrer Ursprungsstellen (*mes* und *mes'*). Nach einigen Präparaten scheint der mediale Theil des Mesoderms eine Höhle zu enthalten; ich konnte aber darüber bisher nichts Sicheres herausbringen, da die Mesodermzellen hier ziemlich locker neben einander liegen. Noch weiter nach vorn schwindet zunächst der mediale Theil des Mesoderms, während der laterale noch eine Strecke weit erhalten bleibt. Dabei bleibt sein Zusammenhang mit dem Entoderm des Umschlagsrandes stets erhalten. Geht man in der Schnittserie noch weiter über die Embryonalanlage hinaus, gegen die Mitte und endlich gegen das Vorderende der Keimscheibe, so sieht man, wie die beiden primären Blätter allmählich ihre Charaktere ändern. Die Zellen des Ektoderms werden zuerst in den Seitentheilen, dann auch in der Mitte eines Keimscheibenquerschnittes niedriger und sinken schließlich zu ganz flachen Gebilden herab. Eben so verändern sich auch die Zellen des

Entoderms; sie verlieren ihre epitheliale Anordnung und nehmen dem entsprechend auch andere Formen an. Indessen sind dies Verhältnisse, die für die uns interessirende Frage belanglos sind.

Untersucht man nun eine Keimscheibe dieses Stadiums auf Sagittalschnitten, so erhält man folgende Bilder. Zunächst sieht man an sagittalen Medianschnitten am Hinterrande der Keimscheibe das Ektoderm des Bodens der Rückenrinne in das Chordaentoderm übergehen. In einiger Entfernung von der Mittellinie erhält man vom Hinterrande der Keimscheibe ganz ähnliche Bilder, wie man sie an Querschnittserien vom Seitenrande erhält. Man kann sich also wieder von dem Zusammenhange des Mesoderms mit dem Entoderm des Umschlagsrandes überzeugen. Verfolgt man eine solche Serie genau und vergleicht sie mit den Bildern einer Querschnittserie, so gelingt es leicht sich zu überzeugen, dass die Ursprungslinie des Mesoderms, welche neben dem Chordaentoderm von vorn nach hinten zieht, am Hinterrande des Blastoderms in jene Ursprungslinie umbiegt, welche, dem Blastodermrande folgend, zuerst nach der Seite und dann in flachem Bogen nach vorn zieht. Wir können uns also die Mesodermverhältnisse dieses Stadiums in das Oberflächenbild des hinteren Blastodermabschnittes so eintragen, wie dies in nebenstehender Figur geschehen ist.

Fig. 1.



Ursprungslinie des gastralen Mesoderms; ··· Ursprungslinie des peristomalen Mesoderms: – – – freie Mesodermgrenze.

Ich bezeichne nun denjenigen Theil des Mesoderms, welcher neben dem Chordaentoderm den Ursprung nimmt, als gastrales Mesoderm und denjenigen, welcher vom Entoderm des Umschlagsrandes entspringt, als peristomales Mesoderm. Beide Theile gehen am Hinterende der Embryonalanlage kontinuirlich in einander über, sie setzen sich in einander fort.

Wenn man etwas jüngere Keimscheiben von Pristiurus untersucht, solche, deren Embryonalanlage etwas kürzer als breit ist, so bekommt man im Wesentlichen dieselben Bilder. Auch hier kann man sich wieder von dem doppelten Ursprung des Mesoderms überzeugen; nur erscheint dieses Blatt viel dünner und zellenärmer als in dem beschriebenen Stadium. Während es hier an den dicksten Stellen fünf bis sechs Zellen dick war, finden wir es jetzt zumeist nur aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt; nur in der Nähe der Chordaplatte, wo das gastrale Mesoderm aus dem Entoderm hervorwuchert, zeigt es eine größere Dicke. Zugleich erscheint in diesem

Stadium die Chordaplatte oder das Chordaentoderm auffallend breit und dünn, die Rückenrinne seicht und nach vorn ausgeflacht, die Rückenwülste niedrig. Aber schon in diesem Stadium reicht das peristomale Mesoderm weiter nach vorn als das gastrale.

Untersucht man noch jüngere Pristiurus-Keimscheiben, solche, welche etwa die Mitte halten zwischen Stadium *A* und *B* BALFOUR's und also der von HIS in Fig. 1 seiner Abhandlung »über die Bildung der Haifischembryonen«[1] dargestellten ähnlich sind, so sieht man am Hinterrande des Blastoderms und neben derjenigen Stelle des Entoderms, welche später zur Chordaplatte wird, nur eine Auflockerung der Zellen. Die Rückenrinne ist nur im hintersten Abschnitte als eine seichte, eben merkbare Depression angedeutet.

Ich gehe nun zur Beschreibung der Mesodermverhältnisse eines etwas späteren Stadiums über. Es entspricht dasselbe dem Stadium *C* BALFOUR's. Da die Darstellung BALFOUR's nicht ganz genau ist, das Stadium bei HIS fehlt und endlich die kürzlich von SWAEN[2] für Torpedo gegebene Beschreibung mit meinen Befunden an Pristiurus nicht ganz übereinstimmt, will ich wieder eine kurze Schilderung der Oberflächenansicht vorausschicken. Die Embryonalanlage ist fast doppelt so lang als breit; sie zeigt wieder die Rückenrinne, welche nach hinten in die Randkerbe ausläuft. Die Rückenrinne wird von den Rückenwülsten eingefasst, welche wie früher nach hinten in den verdickten Blastodermrand übergehen, nach vorn eben merklich sich verbreitern und vor der Rückenrinne bogenförmig sich mit einander verbinden. Dieser bogenförmige Verbindungswulst, die »Kopffalte« BALFOUR's, ist von derselben Breite wie die Rückenwülste selbst, als deren Fortsetzung er erscheint, und sendet von seinem vorderen, konvexen Rande einen kurzen, stumpfen Fortsatz in den flachen, außerembryonalen Theil des Blastoderms.

Eine Querschnittserie durch den hinteren Theil einer solchen Keimscheibe giebt folgende Bilder. Ich beginne mit der Darstellung der Verhältnisse, die sich etwas hinter der Mitte der Embryonalanlage zeigen. Ein Schnitt durch diese Gegend ist auf Taf. VII Fig. 4 abgebildet. Vergleichen wir denselben mit dem in Fig. 2 abgebildeten Schnitte des früheren Stadiums, so fällt uns zunächst eine wichtige Thatsache in die Augen. Wir sehen, dass sich ungefähr von der Mitte der abgebildeten Schnitthälfte nach außen bis

[1] Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1877.

[2] A. SWAEN, Études sur le développement de la Torpille (Torpedo ocellata). Arch. de Biologie. Tome VII. Fasc. II. 1887.

zum Blastodermrande alle drei Keimblätter in außerordentlichem Grade abgeflacht haben; die Keimscheibe hat dadurch an Ausdehnung bedeutend gewonnen. Diese Abflachung des außerembryonalen Bezirkes der Keimscheibe, durch welche die Umwachsung des Dotters eingeleitet wird, geht, wie ein Vergleich der Figuren 2 und 4 lehrt, keineswegs mit einer namhaften Zellvermehrung einher; wir können uns vielmehr das Bild der Fig. 4 auch ohne Zellvermehrung aus dem Bilde der Fig. 2 ableiten. Ich möchte auf diese Thatsache desshalb ein sehr großes Gewicht legen, weil wir hier in sehr einfacher Form einer Erscheinung gegenüberstehen, die sich immer und immer wieder während der Entwicklung wiederholt und auf welche ich oft zurückkommen werde. Wir sehen nämlich, dass die Ausbildung einer bestimmten Form auch ganz unabhängig von einer Vermehrung der Zellen, lediglich durch Verwendung des bereits gebildeten Zellenmaterials erreicht werden kann. Zwei Faktoren sind es, welche die Entwicklung beherrschen: der erste ist die Vermehrung der Zellen durch Theilung, wobei zunächst wieder die Richtung, in welcher die Theilung erfolgt, die Stellung der Theilungsachse, von Wichtigkeit ist; der zweite ist das specifische Wachsthum der Zellen, d. h. die Fähigkeit, bei ihrer weiteren Ausbildung ihre Form in bestimmter Weise zu ändern. Indem nun eine größere Anzahl gleichartiger Zellen gleichzeitig und gleichsinnig ihre Form ändert, wird natürlich auch das Organ, das sie aufbauen, eine entsprechende Formveränderung erfahren müssen.

An dem abgebildeten Schnitte sehen wir also zunächst das Ektoderm aus zwei differenten Abschnitten zusammengesetzt. Im embryonalen Theil der Keimscheibe besteht es, wie früher, aus einer einfachen Lage hoher Cylinderzellen; diese gehen nach dem außerembryonalen Theil ganz allmählich in niedrigere und schließlich in ganz flache Zellformen über. Am Blastodermrande (bei *ur*) werden die Zellen wieder etwas höher. Das Entoderm lässt folgende Abschnitte unterscheiden: zunächst das embryonale Entoderm, das sich vom Dotter abhebt und mit demselben eine Höhle (*ih*) begrenzt; sodann das außerembryonale (*ent'*), an dem man wieder eine mediale, dicke Partie und eine laterale, dünne unterscheiden kann, die ganz kontinuirlich in einander übergehen. Das außerembryonale Entoderm liegt bis zu der Stelle, wo es in das embryonale übergeht, unmittelbar dem Dotter auf. Im Dotter finden sich unter demselben die bekannten großen Dotterkerne (Merocytenkerne RÜCKERT's); unter der primitiven Darmhöhle (*ih*) fehlen sie. Das embryonale

Entoderm steht nirgends mehr mit dem Mesoderm in Verbindung; dafür zeigt es aber in der Mitte, unter dem Boden der Rückenrinne, eine eigenthümliche Bildung. Hier bemerkt man eine Einfaltung derjenigen Platte, die wir früher als Chordaplatte oder Chordaentoderm bezeichnet haben (*chp*); in diese Falte reicht von unten her eine Ausbuchtung der Darmhöhle hinein; wir können dieselbe als Chordarinne (*chr*) bezeichnen. Sie ist von zwei seitlichen Lippen begrenzt und erscheint im Grunde weiter als an der Kommunikationsstelle mit der Darmhöhle. Es ist schwer zu sagen, ob das Chordaentoderm ausschließlich in die Bildung der Chordafalte aufgeht oder ob einzelne seiner Zellen auch noch an der Bildung der dorsalen Darmwand Theil nehmen; ich möchte mich indess mehr der letzteren Ansicht zuneigen. Die Chordafalte springt in der Weise gegen den Boden der Rückenrinne vor, dass derselbe etwas vorgebuchtet wird. Die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm ist aber stets sehr scharf zu erkennen; sie tritt schon dadurch hervor, dass das Entoderm viel blässer als das Ektoderm erscheint. Von einer Betheiligung des Ektoderms oder des Mesoderms an der Bildung der Chorda kann gar keine Rede sein.

Das Mesoderm zeigt folgende Eigenthümlichkeiten. Die Verbindung des gastralen Mesoderms mit dem Entoderm hat sich vollständig gelöst und das Darmentoderm geht unmittelbar in das zur Falte erhobene Chordaentoderm über. Das gastrale Mesoderm zeigt eine ansehnliche Dicke und geht, ganz allmählich sich verjüngend, nach der Peripherie in das dünne, peristomale Mesoderm über, das seine Verbindung mit dem Entoderm des Blastodermrandes noch bewahrt hat (*pm*). Das peristomale Mesoderm behält also seine Verbindung mit dem Entoderm länger bei als das gastrale. Diese Thatsache ist, wie wir sehen werden, von großer allgemeiner Bedeutung. Das Mesoderm beginnt sich, ungefähr an der Grenze zwischen Embryonalanlage und außerembryonalem Blastoderm, in zwei Schichten zu ordnen.

Verfolgt man die Serie, welcher der Schnitt der Fig. 4 entnommen ist, zunächst nach rückwärts, so bemerkt man, dass die Chordafalte etwas niedriger und die Chordarinne breiter wird und dass diese schließlich in das hintere Ende der Rückenrinne, also der Vorläuferin der Medullarrinne, umbiegt. Diese Umbiegungsstelle entspricht natürlich der Randkerbe der Keimscheibe. Rechts und links neben der Randkerbe, also dort, wo das gastrale Mesoderm in das peristomale übergeht, tritt das Mesoderm wieder mit dem

Entoderm in Verbindung. Verfolgt man die Serie von dem abgebildeten Schnitte aus nach vorn, so sieht man die Chordafalte noch etwas höher werden und sich noch stärker gegen den Boden der hier sehr tief eingesenkten Rückenrinne empordrängen. Noch weiter nach vorn wird sie wieder etwas niedriger und hört beiläufig unter dem Vorderende der Rückenrinne auf. Daher fehlt sie an Querschnitten durch den vordersten Theil der Embryonalanlage, welcher die »Kopffalte« BALFOUR's trägt. Daraus ist aber nicht der Schluss zu ziehen, dass sie im Kopfe fehle; denn der Name »Kopffalte« thut doch nichts zur Sache.

Abgesehen von diesen Verhältnissen sieht man bei der Verfolgung der Serie nach vorn wieder wie früher das peristomale und gastrale Mesoderm sich von einander trennen. Das gastrale Mesoderm umschließt jetzt im Kopfende eine deutliche, ziemlich geräumige, aber nicht scharf begrenzte Höhle. Das Ektoderm des Vorderendes zeigt die beiden mächtigen, hoch erhobenen Rückenwülste, die, entsprechend der »Kopffalte«, in einander fließen und einen einzigen Wulst bilden, der endlich noch weiter nach vorn in den früher erwähnten kurzen Fortsatz übergeht. Das Mesoderm reicht nicht bis in diesen Fortsatz; er besteht also nur aus Ektoderm und Entoderm.

An die Beschreibung dieses Stadiums will ich noch ein paar Worte über ein etwas jüngeres Stadium anschließen, ein Stadium, das ungefähr die Mitte zwischen den Stadien *B* und *C* BALFOUR's hält. An den durch die hintere Hälfte der Embryonalanlage geführten Schnitten sieht man Verhältnisse, welche einerseits denen der Fig. 2, andererseits denen der Fig. 4 ähnlich sind; sie gleichen denen der Fig. 4 mit Rücksicht auf die Embryonalanlage, denen der Fig. 2 mit Rücksicht auf den außerembryonalen Theil der Keimscheibe. Ektoderm und Entoderm erscheinen also im außerembryonalen Keimscheibenbezirke solcher Querschnitte fast eben so dick wie im embryonalen und auch das Mesoderm zeigt keine so bedeutende Abflachung wie in dem vorher beschriebenen Stadium. Erst auf den Schnitten, welche durch die vordere Hälfte der Embryonalanlage gehen, nehmen die Keimblätter im außerembryonalen Bezirke ganz allmählich die in Fig. 4 dargestellte Beschaffenheit an. Daraus und aus einem Vergleiche mit jüngeren Stadien geht hervor, dass die Abflachung der Keimscheibe von vorn nach hinten fortschreitet.

Zum Schlusse lasse ich die Beschreibung eines Embryo aus

dem Stadium *D* Balfour's folgen. Die Balfour'sche Beschreibung und Abbildung sind auch hier wieder nicht ganz genau; nicht viel besser ist die von His gegebene Darstellung. Balfour giebt an, der Embryo *D* habe zum mindesten zehn Urwirbel gehabt. His zeichnet an dem etwas jüngeren Embryo seiner Fig. 3 noch gar keinen, an dem Embryo seiner Fig. 4 vier Urwirbel. Ich schließe aus meinen Beobachtungen, dass der Embryo der Fig. 3 ungefähr vier, jener der Fig. 4 mindestens acht Urwirbel hatte. Der Embryo, an dessen Beschreibung ich mich halten werde, hatte wahrscheinlich gleichfalls acht Urwirbel. An Querschnittserien lässt sich die Urwirbelzahl zu dieser Zeit nicht mit Sicherheit eruiren. Ich schließe auf acht Urwirbel nach einer Sagittalschnittserie durch einen etwas jüngeren Embryo, der sieben[1] Urwirbel hatte. Ein etwas älterer Embryo zeigt elf Urwirbel. Wann die Urwirbelbildung beginnt, weiß ich nicht; ich vermuthe gegen Ende des Stadiums *C*. Jedenfalls geht sie vom gastralen Mesoderm aus, nicht, wie unlängst Rückert[2] mitgetheilt hat, vom peristomalen des hinteren Blastodermrandes. Wenn ich den erwähnten Embryo mit sechs oder sieben Urwirbeln der Länge nach in hundert gleiche Theile theile, so fällt die hintere Grenze des letzten Urwirbels etwa auf den Theilstrich 27, von hinten gerechnet, so dass also in dem ganzen langen Abschnitt von hier bis zum hinteren Blastodermrande das Mesoderm unsegmentirt ist. Hätte die Urwirbelbildung am hinteren Blastodermrande begonnen, so müsste in diesem Abschnitte die Segmentirung wieder verschwunden sein, eine Annahme, die ganz unstatthaft ist. Ich hebe die Thatsache, dass die Urwirbelbildung vom gastralen, nicht vom peristomalen Mesoderm ausgeht, desshalb so scharf hervor, weil ich sie, wie später noch ausgeführt werden soll, für die ganze Auffassung des Mesoderms für wichtig halte.

Ich gebe zunächst eine Beschreibung des Oberflächenbildes eines Embryo mit sieben Urwirbeln und lasse dann die Beschreibung einer Querschnittserie durch einen, nur wenig älteren Embryo folgen. Der Embryo hat eine Länge von 1,6—1,7 mm bei einer Breite des Kopfendes von 0,7 mm. Das Kopfende hebt sich scharf vom Dotter

---

[1] Bei der Zählung der Urwirbel ist man immer in einiger Verlegenheit; als letzten bezeichne ich immer den letzten nach hinten scharf abgegrenzten Urwirbel. Über die Frage, was man als ersten Urwirbel zu bezeichnen hat, werde ich später berichten.

[2] J. Rückert, Über die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. II. Jahrg. 1887. Nr. 4.

ab, das Schwanzende geht in zwei durch die Randkerbe von einander getrennte, rundliche Knötchen (»Schwanzknospen«, »tail-swellings«, »protubérances caudales«) aus. Aus einem gleich zu erwähnenden Grunde gebrauche ich von nun an statt der Bezeichnungen »Rückenwülste und Rückenrinne« die Bezeichnungen »Medullarwülste und Medullarrinne«. Die beiden Medullarwülste haben die Form einer Spatel, deren breites Ende nach vorn gerichtet ist; in der Mitte sind sie am schmälsten und laufen nach hinten, sich wieder etwas verbreiternd, in die Schwanzknospen aus. Sie werden in der Mittellinie durch die seichte Medullarrinne von einander geschieden; am Kopfende ist der Boden der Rinne abgeflacht oder springt selbst mit geringer sagittaler Wölbung vor. Die Ränder der Medullarwülste sind am Kopfende leicht nach unten abgebogen. Die Form der Medullarwülste bestimmt die Form der ganzen Embryonalanlage. Die Seitenflächen des Embryo fallen ziemlich steil nach außen ab, um so steiler, je weiter nach vorn; an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel richten sie sich senkrecht auf, um noch weiter vorn nach unten mit einander zu konvergiren und schließlich dort, wo das Kopfende vom Blastoderm abgelöst ist, bogenförmig in einander überzugehen. Am Kopftheil der Embryonalanlage werden sie aber von den breiten Medullarwülsten vollständig überlagert und sind daher bei der Ansicht von oben nicht sichtbar.

Eine Querschnittserie giebt folgende Bilder: Einen Schnitt aus der Mitte des Embryo zeigt Fig. 5 Taf. VII. Am Ektoderm sieht man zunächst die dicken, am Boden der Medullarrinne kontinuirlich in einander übergehenden Medullarplatten; nach außen setzen sie sich ziemlich scharf vom übrigen Ektoderm ab. So lange keine solche Grenze existirt, so lange also die Verhältnisse sich so darstellen, wie in den Fig. 1—4 der Taf. VII, spreche ich nicht von Medullarwülsten und Medullarplatten, sondern von Rückenwülsten und Rückenplatten. Vom Entoderm hat sich die Chorda vollständig losgelöst; sie stellt einen rundlichen Strang dar, der gegen den Boden der Medullarrinne etwas vorspringt. Nach hinten geht die Chorda allmählich in das Entoderm über, so dass man hier Bilder bekommt, ähnlich dem der Fig. 4. Es findet sich also hier noch eine Chordarinne, welche gerade so wie früher an der Randkerbe in das Hinterende der Medullarrinne umbiegt. Eine Theilung der Chordaanlage in zwei Hälften und ein Übergang jeder Hälfte in die Schwanzknospe ihrer Seite kommt nicht vor. Ich weiß nicht, wie His zu dieser, zu seinen theoretischen Betrachtungen so sehr stimmenden Angabe

gekommen ist. Gegen das vorderste Körperende scheint die Chorda, ähnlich wie hinten, noch mit dem Entoderm zusammenzuhängen. Das Mesoderm der Embryonalanlage lässt zwei Abschnitte ,unterscheiden: die Urwirbel und Seitenplatten (Fig. 5 *uw* und *sp*). Beide gehen kontinuirlich in einander über. In den Urwirbeln beginnen die Zellen aus einander zu weichen und eine Höhle, die Urwirbelhöhle (*uh*), zu umschließen. In den Seitenplatten ordnen sich die Zellen gleichfalls in zwei Schichten, die indess dicht auf einander liegen und keine eigentliche Höhle begrenzen.

Ich habe noch ein paar Worte über die Urwirbel zu sagen. Diese nehmen von hinten nach vorn rasch an Größe zu und zwar in allen Dimensionen. Es ist also der erste der größte, der letzte der kleinste. Damit geht auch die Geräumigkeit der Urwirbelhöhle Hand in Hand; sie ist am größten im ersten Urwirbel, wird hinten kleiner und fehlt vollständig in den letzten. Der erste Urwirbel ist nach vorn nicht in der Weise abgegrenzt, wie die übrigen und erscheint eigentlich nur in seinem hintersten Ende einem Urwirbel ähnlich; vorn geht er in einen langen, bis in das vordere Kopfende reichenden Fortsatz über, in den sich die Höhle vom Urwirbel aus fortsetzt.

Hinsichtlich der Litteratur bemerke ich vor Allem, dass meine Darstellung der Mesoderm- und Chordaentwicklung in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen Rückert's übereinstimmt, sowie ich denn überhaupt die Arbeit Rückert's als die beste über diesen Gegenstand bezeichnen muss. Im Einzelnen ergeben sich freilich Differenzen, auf die ich aber nicht einzugehen beabsichtige. Manche dieser Differenzen mögen auf die verschiedene Behandlung der Embryonen zurückzuführen sein. Wie sehr die in Neapel mit so großer Vorliebe verwendete koncentrirte wässerige Sublimatlösung die Embryonen schrumpfen macht, erfährt man erst, wenn man die durch solche Härtung erzielten Bilder mit denen vergleicht, die man bei schonenderer Behandlung erhält.

Rückert hat zuerst zwischen »peripherem und axialem Mesoblast« unterschieden. Der »periphere Mesoblast« entspricht meinem peristomalen, der »axiale« meinem gastralen Mesoderm. Die von Rückert gebrauchten Bezeichnungen passen nur für die Mesodermentwicklung der Selachier und, wie ich vermuthe, auch der Knochenfische, nicht aber für diejenige der übergroßen Mehrzahl der Wirbelthiere; ich habe sie daher durch solche Ausdrücke ersetzt, welche, wie später gezeigt werden soll, auf alle Wirbelthiere

Anwendung finden können. Von den vielen kleinen Differenzen gegenüber den RÜCKERT'schen Angaben hebe ich nur eine, vielleicht etwas wichtigere hervor. RÜCKERT giebt an, dass ein »peripherer Mesoblast« auch am Vorderrande des Blastoderms zur Ausbildung komme; ich kann dies nicht bestätigen und vermuthe, dass hier eine Verwechslung mit dem Entoderm des Umschlagsrandes vorliege.

Die Ergebnisse der in mancher Hinsicht recht sorgfältigen Arbeit SWAEN's über die Mesodermbildung von Torpedo ocellata weichen in nicht unerheblichem Grade von den meinigen ab. Ich kann mich mit seinen Ausführungen und Anschauungen nicht einverstanden erklären.

Die älteren Arbeiten BALFOUR's und AL. SCHULTZ' sind, was die Mesodermentwicklung betrifft, wohl durch die Arbeit RÜCKERT's weit überholt.

Etwas eingehender muss ich bei der schon mehrmals erwähnten Abhandlung HIS' »über die Bildung der Haifischembryonen« verweilen. Die Abhandlung ist zwar schon im Jahre 1877 erschienen, also zwischen dem Erscheinen des »Preliminary account« und der ausführlichen Monographie BALFOUR's; es könnte daher überflüssig erscheinen, darauf zurückzukommen. Indess sind die darin vorgetragenen Anschauungen von solcher Tragweite für die Gesammtauffassung der Entwicklung des Wirbelthierkörpers, dass ich eine Kritik derselben nicht unterlassen kann. HIS ist der Ansicht, dass bei den Haien, ähnlich wie er dies früher schon für die Knochenfische nachzuweisen versucht hatte, »der Körper durch axiale Verwachsung von zwei im Randwulste angelegten Hälften« entstehe. Als Beweise führt HIS an: erstens »die unmittelbare Evidenz«, zweitens die »Maßverhältnisse« der Embryonen in den einander folgenden Entwicklungsstadien und drittens die Verhältnisse an Durchschnitten. Was zunächst die »unmittelbare Evidenz« betrifft, so gebe ich gern zu, dass sie einer solchen Auffassung nicht ungünstig ist; aber auch BALFOUR hat eine große Menge von Embryonen gesehen und doch eine ganz andere Ansicht vertreten. Wenn ich meine eigene Erfahrung sprechen lassen darf, so muss ich mich ganz der BALFOUR-schen Auffassung anschließen und bemerken, dass mich die »unmittelbare Evidenz« von der Richtigkeit der HIS'schen Auffassung nicht überzeugt hat; sie schien mir für die vorliegende Frage ohne Belang zu sein. Was zweitens »die Maßverhältnisse« betrifft, so wird durch die Abnahme zahlreicher Maße und die Berechnung der Wachsthumsprocente meiner Ansicht nach »die unmittelbare Evidenz«

nur in Zahlen umgesetzt, ohne dass ein neuer Beweis für die vorgetragene Auffassung erbracht würde. Was endlich die Verhältnisse an Durchschnitten betrifft, so sprechen dieselben entschieden gegen die HIS'sche Auffassung. Von besonderer Wichtigkeit erscheint mir in dieser Beziehung das oben geschilderte Verhalten des hinteren Chordaendes. Die Chorda oder Chordaanlage erscheint nie hinten getheilt, wie sie es sein müsste, wenn die Auffassung HIS' richtig wäre. Auch sonst spricht nichts zu Gunsten einer axialen Verwachsung der beiden Randwulsthälften. Es wurde bereits oben hervorgehoben, dass die Urwirbelbildung nicht vom peristomalen, sondern vom gastralen Mesoderm ausgeht und dass sie in beträchtlicher Entfernung vom Blastodermrande aufhört. Interessant ist auch, abgesehen von der schon früher kritisirten Angabe HIS', die allgemeine Auffassung der Chorda. Es heißt da: »Nach ihrer Entstehungsgeschichte und mit Beziehung auf den Körper ist die Chorda dorsalis als dessen axiale Längsnaht zu bezeichnen; mit Beziehung auf den Gesammtkeim repräsentirt sie einen Theil der verwachsenen Lippen des Blastoporus (oder für die Gasträatheoretiker der verwachsenen Lippen des Urmundes)«. Ich weiß nicht, ob jemals ein »Gasträatheoretiker« an diese Möglichkeit gedacht hat.

Was endlich den Versuch betrifft, die Verwachsung des Körpers aus zwei Anfangs getrennten Hälften als einen tiefgreifenden auch für die Würmer und Arthropoden gültigen Process nachzuweisen, so dürfte derselbe wohl auf eine irrige Auffassung der Beobachtungen KOWALEVSKY's zurückzuführen sein.

b) Vögel. Die Untersuchungen über die Mesodermbildung der Vögel wurden zumeist an Hühnerkeimscheiben ausgeführt; spätere Stadien wurden auch an Keimscheiben der Taube untersucht.

Ich gehe bei der Beschreibung wieder von demjenigen Stadium aus, welches man als das Höhestadium der Mesodermbildung bezeichnen kann. Es entspricht dem Stadium II, Fig. 6 bei HIS oder dem Stadium der Fig. 3 bei DUVAL. Dieses Stadium pflegt am Ende des ersten Tages der Bebrütung erreicht zu werden; jedoch kann es sich auch bei ganz normaler Entwicklung bis gegen die dreißigste Stunde hinziehen, sowie es andererseits schon um die sechzehnte Stunde angetroffen werden kann. Ja, in einem Falle habe ich es schon an einem zehn Stunden bebrüteten Ei beobachtet; solche Fälle sind indessen seltene Ausnahmen. Der Primitivstreifen hat zu dieser Zeit das Maximum seiner Länge erreicht; vor demselben sieht man den »Kopffortsatz« von etwas mehr als halber

Länge des Primitivstreifens, vor diesem die bogenförmige »vordere Keimfalte« und endlich vor dieser die »vordere Außenfalte« (His). Eine Querschnittserie einer solchen Keimscheibe giebt von vorn nach hinten folgende Bilder. Zunächst sieht man an den Schnitten, welche gerade noch durch den dunklen Fruchthof gehen, das Ektoderm als eine einschichtige, ziemlich dünne Lamelle niedriger Zellen über das dicke Lager der Dotterzellen hinwegziehen; die Ektodermzellen sind in der Mitte des Schnittes ein klein wenig höher und ihre Kerne stehen näher an einander als in den Seitentheilen des Schnittes; die Entodermzellen, die man wegen ihres großen Reichthums an Dotterkugeln als Dotterzellen bezeichnen kann, lassen eine Abgrenzung gegen einander in keiner Weise erkennen. Ihre Größe lässt sich nur aus dem Abstande der Kerne annäherungsweise bestimmen. Die Form ihrer Kerne ist einer großen Veränderlichkeit unterworfen; in der Regel kugelig, können sie durch den Druck der Umgebung ihre Gestalt nach jeder Richtung ändern. Sie liegen nicht in gleicher Höhe, sondern sind anscheinend regellos zerstreut. Alle diese Eigenthümlichkeiten: das Fehlen bestimmter Zellgrenzen, die Variabilität der Form und die anscheinend regellose Vertheilung der Kerne sind die Folgen der Aufnahme des Nahrungsdotters durch diese Zellen. Wir sehen ganz dieselben Eigenthümlichkeiten überall dort auftreten, wo zusammenhängende Epithelmembranen fremde Substanzen in großer Menge aufnehmen. Ich brauche nur an die den Dotter resorbirenden Entodermzellen der Arthropoden oder an die eigenthümlichen, aus einem Theile des primitiven Entoderms hervorgehenden »Eiweißzellen« der Gastropodenembryonen zu erinnern. Ein Mesoderm ist an den Schnitten, welche vor der Embryonalanlage durch den dunklen Fruchthof gehen, nirgends zu sehen.

Weiter hinten, an Schnitten, welche ungefähr durch die Mitte zwischen vorderer Grenze der Area pellucida und Vorderende des Kopffortsatzes hindurchgehen, besteht das Ektoderm in der Mitte aus einem einschichtigen hohen Cylinderepithel, das sich überall sehr scharf vom unterliegenden Entoderm absetzt; nach den Seiten werden die Zellen allmählich niedriger, um schließlich in die ganz flachen Zellen des Ektoderms des dunklen Fruchthofes überzugehen. Auch hier findet sich nirgends eine Verbindung mit dem Entoderm. Dieses besteht innerhalb der Area pellucida aus ziemlich niedrigen, vakuolenhaltigen Zellen, die sich nach unten sehr scharf abgrenzen, nach oben jedoch häufig in unregelmäßige Fortsätze ausgehen. Nach den Seiten, also gegen die Area opaca, geht dieses flache Entoderm

ziemlich rasch, aber nicht ganz unvermittelt in das dicke Dotterentoderm über, dessen Charaktere oben beschrieben wurden. Von einem Mesoderm ist auch an Schnitten durch diese Gegend nichts zu sehen.

An Schnitten durch das vorderste Ende des Kopffortsatzes beginnt sich am Entoderm eine Besonderheit bemerkbar zu machen. Dieses zeigt nämlich in der Mitte des hellen Fruchthofes, also genau dem Kopffortsatze entsprechend, eine leichte Verdickung, welche dadurch zu Stande kommt, dass die Zellen hier nicht mehr in einfacher Schicht neben einander liegen, sondern eine zum mindesten zwei Zellen dicke Platte bilden, welche nach den Seiten ganz allmählich in das einschichtige Entoderm ausläuft. An der unteren, dem Dotter zugewendeten Seite dieser Platte sehe ich zuweilen eine seichte Depression, doch bin ich nicht im Stande, zu sagen, ob dieselbe eine konstante Erscheinung ist.

Schnitte durch die Mitte des Kopffortsatzes geben Bilder, wie ein solches auf Taf. VIII Fig. 1 wiedergegeben ist; Fig. 2 stellt einen Schnitt durch die hintere Hälfte des Kopffortsatzes dar; endlich Fig. 7 einen Schnitt durch dieselbe Gegend wie Fig. 2, nur bei schwächerer Vergrößerung und in weiterer Ausdehnung. Ich beginne der Übersichtlichkeit wegen mit der Beschreibung der Fig. 2 und 7.

Wir sehen zunächst am Ektoderm in der Mitte eine seichte Furche, die wir wieder als Rückenfurche oder Rückenrinne bezeichnen wollen. Dieselbe wird von den beiden, zu dieser Zeit allerdings noch ganz schwach ausgeprägten Rückenwülsten begrenzt. Im Bereiche der Embryonalanlage, also der Mitte der Area pellucida entsprechend, besteht das Ektoderm aus hohen Cylinderzellen, die so dichtgedrängt stehen, dass ihre Kerne nicht alle in gleicher Höhe Platz finden, wodurch wieder hier und da der Eindruck einer Mehrschichtigkeit hervorgerufen wird. Nach den Seiten, gegen die Peripherie des hellen Fruchthofes, gehen die Cylinderzellen ganz allmählich in niedrigere Zellformen über, und im dunklen Fruchthofe finden wir wieder die früher erwähnten ganz platten Elemente. Das Entoderm zeigt unter dem Boden der Rückenrinne eine mächtige Verdickung (*kf* Fig. 2 und 7), die nach vorn langsam schwächer wird (Fig. 1) und endlich gegen das Vorderende des Kopffortsatzes in die oben beschriebene Zellplatte ausläuft. Der Kopffortsatz (*kf*) ist vom Ektoderm ungemein scharf geschieden und nicht selten findet man zwischen beiden einen mehr oder weniger ansehnlichen

Spaltraum (vgl. Fig. 2); er stellt in der That nur den medianen stark verdickten Theil des Entoderms dar, der sich nach den Seiten sowohl in den dünnen Theil dieses Keimblattes, als auch ins Mesoderm fortsetzt. Der dünne Theil des Entoderms besteht aus sehr flachen, auf dem Schnitte spindelförmigen Zellen (Fig. 1 und 2 *ent*) mit ziemlich weit von einander abstehenden Kernen; nach der Peripherie des hellen Fruchthofes werden die Zellen höher und bekommen ein vakuoliges Aussehen, um schließlich in die Dotterzellen des dunklen Fruchthofes überzugehen (Fig. 7 *Dz*). Ziemlich regelmäßig sieht man an der Grenze zwischen hellem und dunklem Fruchthof im Entoderm Hohlräume (vgl. Fig. 7), die sich, wie eine Durchmusterung solcher Serien lehrt, bald hinten, bald vorn nach unten öffnen. Das Mesoderm (Fig. 1 und 2 *mes*), das gleichfalls als eine unmittelbare Fortsetzung der medianen Entodermplatte erscheint, zieht über die ganze Breite des hellen Fruchthofes hinweg und reicht sogar eine Strecke weit in den dunklen Fruchthof hinein, um hier über den Dotterzellen mit scharfem Rande zu endigen (Fig. 7 *fm*). In dieser ganzen Ausdehnung steht es weder mit dem Ektoderm noch mit dem Entoderm in irgend einer Verbindung. Es nimmt von vorn nach hinten an Mächtigkeit zu und besteht aus spindelförmigen oder sternförmigen Zellen, zwischen denen sich ab und zu größere, kugelige Elemente mit reichlichen Dotterkörnchen finden.

Dieses Bild wiederholt sich an allen folgenden Schnitten bis zum Vorderende des Primitivstreifens. Hier aber beginnen andere Verhältnisse. Zunächst zeigt die mediane Entodermplatte eine leicht asymmetrische Vertheilung ihrer Masse, indem sie rechts etwas mächtiger erscheint als links. Im Zusammenhange damit zeigt auch die Fortsetzung der Rückenrinne eine leichte Asymmetrie, indem sie sich links etwas tiefer einsenkt als rechts. Wenige Schnitte hinter der Stelle, an der sich diese Eigenthümlichkeiten zuerst bemerkbar machen, verschmilzt das Ektoderm des Bodens der Rückenrinne mit der dorsalen Fläche der Entodermplatte; dadurch kommt das Bild der Fig. 3 zu Stande. Dieses Bild wiederholt sich so konstant an allen meinen Serien durch Keimscheiben dieses, sowie etwas jüngerer oder älterer Stadien, dass es nicht zweifelhaft erscheinen kann, dass wir hier einem ganz normalen Verhalten gegenüberstehen. Wir finden also stets dieselbe an der Fig. 3 deutlich erkennbare Asymmetrie. Es gehen hier alle drei Keimblätter eine Verschmelzung ein.

Auf den nächsten zehn bis fünfzehn Schnitten (bei einer Schnittdicke von $^1/_{130}$ mm) bereiten sich wieder andere Verhältnisse vor.

Wir finden nämlich, dass die Mittellinie der hinteren Hälfte der Keimscheibe, also desjenigen Theiles, der den Primitivstreifen trägt, nicht der Mittellinie der vorderen Hälfte, welche den Kopffortsatz einschließt, entspricht. Es setzt sich also die Rückenrinne auch nicht einfach in die Primitivrinne fort, sondern diese beginnt etwas nach links von der hinteren Verlängerung der Mitte des Bodens der Rückenrinne. Diese Verhältnisse sind mit Rücksicht auf ein etwas späteres Stadium recht gut bei Kölliker, Fig. 29 seines Lehrbuches, und bei Duval Fig. 4 in Oberflächenansicht wiedergegeben. His scheint darauf nicht geachtet zu haben und seine Figuren entsprechen auch nicht dem wahren Sachverhalte. Verfolgen wir also vom Schnitte der Fig. 3 an die Serie nach hinten, so sehen wir, dass sich die tiefste Stelle der in Fig. 3 rechts von der Mittellinie sichtbaren Furche in die Primitivrinne (*pr*) der Fig. 4 fortsetzt. Dabei bleiben die drei Keimblätter in der Mitte verschmolzen.

Der Schnitt der Fig. 4 geht ungefähr durch die Stelle, an welcher das vordere an das mittlere Drittel des Primitivstreifens stößt. Wir sehen zunächst die Primitivrinne (*pr*), eingefasst von den Primitivwülsten oder Primitivfalten (*pw*). Das Ektoderm steht hier in untrennbarem Zusammenhange mit einer ansehnlichen Zellmasse, die nach den Seiten in das mehrschichtige Mesoderm, das hier ungefähr dieselbe Dicke hat wie im hinteren Theil des Kopffortsatzes, und in das flache, einschichtige Entoderm ausläuft. So weit der Schnitt abgebildet ist, sind Entoderm und Mesoderm nicht von einander gesondert (*mes* + *ent*); die Trennung erfolgt erst weiter lateralwärts.

In der hinteren Hälfte des Primitivstreifens ändert sich das Bild abermals, indem sich die Verbindung der mittleren Schicht mit dem Entoderm löst (Fig. 5), wogegen jene des Ektoderms und Mesoderms erhalten bleibt. Die Entodermzellen enthalten hier viele kleine Vakuolen. Dieses Bild wiederholt sich mit kaum nennenswerthen Modifikationen durch die ganze hintere Hälfte des Primitivstreifens. Erst hinter diesem, wo also mit dem Verschwinden des Primitivstreifens auch die Primitivrinne und die Primitivwülste verschwunden sind, ändern sich wieder die Beziehungen der drei Keimblätter. Wir sehen hier (Fig. 6) alle drei Keimblätter scharf von einander geschieden. Das Ektoderm ist zu einer dünnen Lamelle geworden, die zwar in der Mitte noch etwas dicker ist als an den Seiten, aber von den früheren Eigenthümlichkeiten nichts mehr erkennen lässt. Es zieht vollkommen glatt über das Mesoderm hinweg. Das Entoderm zeigt Verhältnisse, wie sie sich auch sonst beim Übergange

der Area pellucida in die Area opaca darstellen. Das Mesoderm besteht aus unregelmäßigen, mit Fortsätzen versehenen Zellen, zwischen denen ziemlich zahlreiche größere, kugelige, mit feinen Dotterkörnchen erfüllte Elemente liegen. Gegen den dunklen Fruchthof schwindet das Mesoderm; dafür treten die ersten Spuren der Blutinseln auf, welche tief in die obere Fläche des Dotterentoderms eingesenkt sind. Ich gehe indessen auf diese Verhältnisse hier nicht näher ein, da sie einerseits mit der Frage nach dem Ursprung des Mesoderms nicht in Beziehung stehen und ich andererseits die Absicht habe, die Bildung des Blutes, über welche meine Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind, in einer späteren Arbeit zu erörtern.

Ich lasse nun in Kürze eine Beschreibung jüngerer und älterer Stadien folgen. An jüngeren Keimscheiben mit sehr kurzem, eben erst angedeutetem Kopffortsatz ist von Rückenrinne und Rückenwülsten noch nichts zu sehen. Das Ektoderm zieht ganz glatt über den vorderen Theil der Keimscheibe hinweg, zeigt aber schon jetzt in der Mitte, der späteren Embryonalanlage entsprechend, viel höhere Zellen als nach den Seiten, wo es in den flachen außerembryonalen Theil des Ektoderms übergeht. Das Entoderm zeigt in der ganzen Ausdehnung des Kopffortsatzes diejenigen Verhältnisse, welche in dem früher beschriebenen älteren Stadium nur am vordersten Ende desselben zu sehen waren. Es ist also in der Mitte verdickt und läuft nach den Seiten allmählich dünn aus. Überall ist es vom Ektoderm sehr scharf gesondert. In den hinteren zwei Dritteln des hellen Fruchthofes, also in demjenigen Theil, welcher den Primitivstreifen trägt, stellen sich die Verhältnisse ähnlich den früher geschilderten dar. In Betreff des Mesoderms ist nur hervorzuheben, dass es viel weniger dick ist und sich weniger weit ausbreitet, als an jenen älteren Keimscheiben; es reicht gerade nur bis an den Rand des hellen Fruchthofes.

An etwas älteren Keimscheiben, solchen, die unmittelbar vor der Bildung der Chorda stehen, sieht man zunächst im Bereiche des Kopffortsatzes eine tiefe Rückenrinne von entsprechend hohen Rückenwülsten begrenzt. Die Rinne ist vorn am tiefsten und läuft ziemlich rasch gegen das Vorderende des Primitivstreifens flach aus. Von Medullarwülsten spreche ich aber auch hier so lange nicht, als das Ektoderm noch ganz allmählich gegen die Peripherie an Höhe abnimmt und eine Abgrenzung von Medullarplatten nicht erfolgt ist. Vom Vorderende des Primitivstreifens an bieten Serien durch solche

Keimscheiben wesentlich die früher geschilderten Bilder. Das Mesoderm reicht zu dieser Zeit um ein Geringes weiter in den dunklen Fruchthof hinein als früher.

Dem Gesagten zufolge haben wir also am Mesoderm einer Hühnerkeimscheibe vom Ende des ersten Tages zwei Theile zu unterscheiden: erstens das Mesoderm, das vom Kopffortsatze ausgeht, und zweitens das Mesoderm, das vom Primitivstreifen ausgeht; beide Theile gehen am Vorderende des Primitivstreifens kontinuirlich in einander über, sie setzen sich in einander fort. Außer im Kopffortsatz und im Primitivstreifen findet sich nirgends eine Verbindung des Mesoderms mit den primären Blättern; an der Peripherie hört das Mesoderm mit scharfem Rande zwischen Ektoderm und Entoderm auf.

Es soll später eine Deutung dieser Befunde gegeben werden.

Meine Darstellung stimmt in vielen Punkten mit den Mittheilungen überein, die Duval, Gasser, Gerlach und Balfour und Deighton gegeben haben; sie weicht dagegen von der von Kölliker, Braun, Koller und vielen anderen Autoren gegebenen Darstellung sehr wesentlich ab. Ich will nicht zu zeigen versuchen, wie die gegentheiligen Angaben, so weit sie sich auf Beobachtungen stützen, mit den hier mitgetheilten Befunden in Einklang gebracht werden können; es ist vielmehr meine Absicht, nur diejenigen Arbeiten zu berücksichtigen, die zu ähnlichen Resultaten, wie meine eigene, geführt haben. Die Resultate Duval's[1] will ich mit seinen eigenen Worten anführen, da sich daran am besten eine Kritik anknüpfen lässt. Duval sagt: »Les connexions des trois feuillets du blastoderme sont très-différentes dans la zone tergale et dans la région de la ligne primitive: dans la zone tergale le feuillet externe est nettement délimité, sans connexions avec le feuillet moyen, tandis que le feuillet interne et le feuillet moyen sont plus ou moins confondus; dans la région de la ligne primitive, c'est au contraire le feuillet interne qui est nettement limité, tandis que le feuillet moyen adhère au feuillet externe dans toute la longueur du fond de la gouttière primitive. Cette disposition permet de penser que le feuillet moyen se forme par de processus différents dans chacune des ces régions: dans la zone tergale il proviendrait du feuillet interne; dans la région de la ligne primitive il proviendrait du feuillet

[1] Mathias Duval, Études sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Ann. d. scienc. nat. Tome VII. 1878.

externe; ou tout au moins peut-on dire qu'il se forme dans la première zone aux dépens d'une masse primitive qui lui et commune avec le feuillet interne, et dans la seconde région aux dépens d'une masse primitive, qui lui est commune avec le feuillet externe.« DUVAL unterscheidet also ganz richtig am Mesoderm je nach seiner Genese im vorderen Theil der Keimscheibe und im Bereiche des Primitivstreifens zwei Theile; aber ich halte den daraus gezogenen Schluss, dass es dort aus dem Entoderm, hier aus dem Ektoderm hervorgehe, nicht für berechtigt. Viel richtiger ist es zu sagen, dass es vorn aus einer Zellmasse hervorgeht, die ihm mit dem Entoderm gemeinsam ist, hinten aus einer Masse, die mit dem Ektoderm in innigster Verbindung steht. DUVAL hat die Schwierigkeiten nicht bedacht, welche sich aus dem Schlusse, dass das Mesoderm vorn aus dem Entoderm, hinten aus dem Ektoderm entstehe, für die Gesammtauffassung des Mesoderms erheben. KÖLLIKER hat in seiner Abhandlung über die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens bemerkt, er vermisse in DUVAL's Arbeit genaue Belege für seine Angaben. So weit diese Bemerkung die Schnittbilder DUVAL's betrifft, kann ich derselben nur zustimmen; ich habe selten schlechtere Abbildungen gesehen; sie stehen in merkwürdigem Gegensatz zu den trefflichen Oberflächenansichten, die dieser Autor in derselben Arbeit gegeben hat.

Zu etwas anderen Resultaten als DUVAL ist GASSER in seiner vortrefflichen Arbeit über den »Primitivstreifen bei Vogelembryonen«[1] gelangt. Er sagt: Das Mesoderm entsteht »a) im Primitivstreifen aus Ektoderm und Entoderm; b) in den Seitentheilen der Area pellucida aus Entoderm, allerdings, wie es scheint, etwas sparsamer.... In dem vorderen Theil der Keimscheibe als Kopffortsatz aus dem Entoderm; c) aus dem Keimwall (Gefäßblatt HIS)«. GASSER lässt also das Mesoderm nicht ausschließlich aus einer axialen Anlage hervorgehen (aus dem Kopffortsatz und dem Primitivstreifen), sondern auch aus einer peripherischen (aus den Seitentheilen der Area pellucida und dem Keimwall). Während ich in ersterer Beziehung mit GASSER übereinstimme, muss ich eine peripherische Anlage durchaus in Abrede stellen. Was den Ursprung aus den Seitentheilen der Area pellucida betrifft, so kann ich nur auf das verweisen, was ich oben über das Verhalten des Mesoderms im hellen Fruchthofe gesagt habe; eine Verbindung mit einem der primären Blätter ist hier nirgends nachzuweisen. Gerade in der Peripherie der Area

[1] Kassel 1879.

pellucida, an der Grenze gegen die Area opaca, nehmen die Entodermzellen Charaktere an, durch welche sie sich sehr scharf von den über ihnen hinwegziehenden Mesodermzellen unterscheiden. Die andere Angabe GASSER's, dass auch aus dem Keimwall neue Mesodermelemente entstehen, beruht allem Anscheine nach auf einer Verwechslung der ersten Blutinselanlagen mit Mesodermzellen; eine ausführlichere Berücksichtigung dieser Angabe kann daher hier unterlassen werden.

Am meisten stimmen meine Beobachtungen mit denen BALFOUR's und DEIGHTON's[1] überein. Diese beiden Forscher unterscheiden am Mesoderm des Hühnchens dieselben beiden Abschnitte, welche ich unterschieden habe und kommen über den Ursprung derselben zu folgenden Schlüssen: »The first part of the mesoblast to be formed is that which arises in connection with the primitive streak. This part is in the main formed by a proliferation from an axial strip of the epiblast along the line of the primitive streak, but in part also from a simultaneous differentiation of hypoblast cells also along the axial line of the primitive streak. The two parts of the mesoblast so formed become subsequently indistinguishable. The second part of the mesoblast to be formed is that which gives rise to the lateral plates of mesoblast of the head and trunk of the embryo. This part appears as two plates — one on each side of the middle line — which arise by direct differentiation from the hypoblast in front of the primitive streak. They are continuous behind with the lateral wings of mesoblast, which grow out from the primitive streak, and on their inner side are also at first continuous with the cells which form the notochord.« Es freut mich, meine Resultate in so voller Übereinstimmung mit denen der beiden trefflichen englischen Forscher zu finden. — In keiner der citirten Abhandlungen ist indessen die Bedeutung des Kopffortsatzes richtig erfasst und es konnte daher auch der Vergleich mit der Mesodermbildung der Anamnier nicht glücklich ausfallen.

Ich lasse nun noch eine Beschreibung einiger späterer Stadien folgen.

Wenn man durch Keimscheiben, welche das Höhestadium der Mesodermbildung überschritten haben und die ersten Spuren der Chordabildung erkennen lassen, Schnitte führt, so erhält man von

[1] F. M. BALFOUR and F. DEIGHTON, A renewed study of the germinal layers of the chick. Quart. journ. of micr. sc. Vol. XXII. N. S. 1882. (Memorial edition I. Vol.).

der Mitte des Kopffortsatzes Bilder, wie ein solches auf Taf. VIII Fig. 8 wiedergegeben ist. Man sieht das Mesoderm bald mehr, bald weniger deutlich von der medianen Entodermplatte oder dem Kopffortsatze abgelöst (auf Fig. 8 links abgelöst, rechts nicht). Wenn es nun auch nicht zweifelhaft sein kann, dass, wie schon von Gasser, Gerlach, Balfour und Deighton hervorgehoben wurde die Chorda aus dieser Entodermplatte ihren Ursprung nimmt, so erscheint es mir doch fraglich, ob die ganze Platte zur Bildung der Chorda verwendet wird. Ich habe in neuerer Zeit an Schnittserien durch vorzüglich konservirte Keimscheiben wiederholt Bilder gesehen, welche es mir wahrscheinlich erscheinen lassen, dass außer der Chorda auch noch ein Theil des Darmepithels aus dem Kopffortsatze hervorgeht. Man sieht sehr häufig beim Beginn der Chordabildung die Zellen der dorsalen Hälfte dieses Fortsatzes einen epithelialen Charakter annehmen, während die Zellen der ventralen Hälfte eine mehr spindelförmige Gestalt zeigen. Es ist nun wahrscheinlich, dass außer den epithelialen, aus dem Kopffortsatze hervorgehenden Zellen auch ein Theil der spindelförmigen Elemente zur Bildung der Chorda verwendet wird, während der Rest in die dorsale Darmwand übergeht. An Keimscheiben, bei denen die dorsale Hälfte des Kopffortsatzes einen epithelialen Charakter zeigt, während die ventrale aus flachen oder spindelförmigen Zellen besteht, gewinnt es nicht selten — namentlich wenn die Ränder der Epithelplatte nach abwärts gebogen sind — den Anschein, als ob ein Chordakanal vorhanden wäre. Jedenfalls verdient dieser Gegenstand noch weitere Beachtung.

Die Chorda beginnt sich zunächst ungefähr in der Mitte des Kopffortsatzes zu differenziren; nach vorn und hinten von dieser Stelle, findet man die indifferenten Zustände des vorhergehenden Stadiums. Die Bildung der Chorda schreitet dann von dem Orte ihres ersten Entstehens nach vorn und hinten weiter fort.

Im Stadium der Chordabildung findet man ferner noch folgende wichtige Verhältnisse. Die Embryonalanlage hebt sich am Kopfende schärfer gegen die Umgebung ab, die Rückenwülste sind höher, die Rückenrinne tiefer. Die Rückenwülste beginnen sich zu den Medullarwülsten umzuwandeln, indem das Ektoderm, welches von der Höhe der Rückenwülste nach der Rückenrinne abfällt, sich schärfer von den peripherischen Theilen des Ektoderms absetzt. Das Mesoderm erstreckt sich allenthalben weiter in den dunklen Fruchthof hinein und es beginnen sich im vorderen Bezirke der

Area pellucida einzelne Spalträume in den Seitentheilen des Mesoderms bemerkbar zu machen. Die Blutinseln, deren erste Spuren nur im hinteren Keimscheibenbezirke zu finden waren, breiten sich von hier aus allmählich auch über die Seitentheile des dunklen Fruchthofes aus.

Bald nachdem die Chorda in die Erscheinung getreten ist, machen sich die ersten Urwirbel bemerkbar. Diese treten stets im vorderen Keimscheibenbezirke, also in demjenigen Theile, der den Kopffortsatz trägt, auf. Sie entstehen auch nie in unmittelbarer Nähe des Vorderendes des Primitivstreifens, sondern stets in einigem Abstande davon. Auch in späteren Stadien, wenn sich ein Urwirbel an den anderen reiht, besteht regelmäßig ein Zwischenraum zwischen letztem Urwirbel und Vorderende des Primitivstreifens. Diese Thatsache, die längst bekannt ist und unter Anderem in den Abbildungen Kölliker's, Kupffer's und Duval's ihren naturgetreuen Ausdruck findet[1], ist, wie wir noch sehen werden, von großer Wichtigkeit für die allgemeine Auffassung des mittleren Keimblattes.

Ein Querschnitt durch die Keimscheibe einer Taube mit zwei Urwirbeln giebt in der Höhe des zweiten Urwirbels das in Taf. VIII Fig. 9 gegebene Bild. Die Chorda ist hier schon scharf vom Entoderm abgesetzt; sie hat einen elliptischen Querschnitt mit horizontal gestellter langer Achse. Die Stellung ihrer Zellkerne ist sehr charakteristisch; sie sind fast durchwegs an der Peripherie gelagert; doch theilen sie sich so, dass bald auch Kerne ins Innere gelangen. Der Boden der Rückenrinne wird durch die Chorda emporgewölbt. Das Mesoderm, das deutlich von der Chorda getrennt ist, lässt im Bereiche der Urwirbel schon das Bestreben erkennen, sich in zwei Schichten von epithelialem Aussehen zu ordnen. Ich habe nicht darüber ins Klare kommen können, ob nicht vielleicht bei Taubenkeimscheiben dieses Stadiums ein Canalis neurentericus vorhanden sei.

Man kann an Hühnerkeimscheiben dieses und ähnlicher Stadien die Chorda bis zum Vorderende des Primitivstreifens verfolgen; hier tritt sie mit den Zellen des Primitivstreifens in Verbindung, ohne sich aber in den Primitivstreifen selbst fortzusetzen. Die Chorda

[1] Ganz ungetreu ist die Darstellung, die His in der »Körperform« von einer Hühnerkeimscheibe mit zwei Urwirbeln giebt (Fig. 14, pag. 16). Die Urwirbel sind hier **hinter** dem Vorderende des Primitivstreifens gezeichnet. Auch im Übrigen ist die Zeichnung ganz inkorrekt. His hat wohl selbst Keimscheiben, wie er sie in Fig 14 und 15 zeichnet, nie gesehen.

endigt also hinten als abgegrenzter Strang unmittelbar vor dem Primitivstreifen. Ich möchte diese Thatsache scharf hervorheben, weil sie mir, wie später gezeigt werden soll, von Wichtigkeit zu sein scheint. Meine Befunde stimmen in dieser Beziehung ganz mit denen BALFOUR's und DEIGHTON's überein, sie weichen aber von denen GASSER's ab, der das Hinterende der Chorda aus dem Primitivstreifen hervorgehen lässt. KÖLLIKER hat diese Angabe GASSER's bestätigt.

Zum Schlusse will ich noch ein Übersichtsbild eines Schnittes ungefähr durch die Mitte des Primitivstreifens einer Taubenkeimscheibe mit drei Urwirbeln geben (Taf. VIII Fig. 10). Das Bild bedarf nur einer kurzen Erläuterung. Das Mesoderm steht hier noch mit dem Ektoderm und allem Anscheine nach auch mit dem Entoderm in inniger Beziehung. Letzterer Punkt, den ich nicht vollkommen klarstellen konnte, ist übrigens für die späteren Betrachtungen belanglos. Das Mesoderm reicht weit in den dunklen Fruchthof hinein und zeigt hier ziemlich zahlreiche unregelmäßige Lücken und Spalträume. Zwischen ihm und dem Dotterentoderm, aber dem ersteren innig angeschlossen, sieht man die Durchschnitte von Blutinseln. Diese sind also vollständig, wie übrigens auch schon in jüngeren Keimscheiben, aus dem Dotterentoderm herausgehoben.

c) Säugethiere. Indem ich nun zur Darstellung einiger, an jungen Kaninchenkeimscheiben angestellter Beobachtungen übergehe, möchte ich zunächst eine Entschuldigung vorausschicken, dass diese Darstellung überhaupt erfolgt. Denn die von mir bisher untersuchten Stadien lassen eine Zurückführung auf einander und eine klare Darlegung der Mesodermentwicklung noch nicht möglich erscheinen. Indessen sind meine Präparate von so ausnehmender Klarheit und Schärfe, dass eine genaue Beschreibung derselben nicht überflüssig erscheinen dürfte. Vielleicht lassen sich die von mir gewonnenen Bilder mit denen VAN BENEDEN's, BONNET's, HENSEN's, LIEBERKÜHN's, STRAHL's u. A. zu einem ziemlich übersichtlichen Gesammtbilde vereinigen. Eine volle Klarlegung des Sachverhaltes wird man indessen wohl erst von der, von VAN BENEDEN in Aussicht gestellten Publikation seiner Beobachtungen über die Keimblätterbildung der Säugethiere erwarten dürfen. Die kurzen, von diesem Forscher auf dem letzten Anatomenkongresse zu Würzburg gegebenen Mittheilungen[1]

[1] Verhandlungen der anat. Gesellschaft auf der zweiten Versammlung in Würzburg. 1888. pag. 182—186.

sollen selbstverständlich auch der Beschreibung meiner Beobachtungen so weit als thunlich zu Grunde gelegt werden.

Die jüngste von mir untersuchte Keimblase des Kaninchens war 6 Tage 1 Stunde alt. Sie lag noch frei im Uterus und bot das von KÖLLIKER in seinem Lehrbuche Fig. 155 und 156 dargestellte Bild. Von einem Mesoderm war nirgends etwas vorhanden und ich kann daher die Beschreibung in ein paar Worte zusammenfassen. Die Keimblase bestand bis etwas unter den Äquator aus zwei Schichten, einer äußeren und inneren, von denen sich nur die erstere über diese Grenze bis zum unteren Pol fortsetzte. Die innere Schicht (Entoderm KÖLLIKER's, Lecithophor VAN BENEDEN's) zeigte überall die gleiche Beschaffenheit und bestand durchwegs aus ganz platten, von der Fläche betrachtet, polygonalen Zellen. Die äußere Schicht (Ektoderm KÖLLIKER's, Blastophor VAN BENEDEN's) bestand im Bereiche des Embryonalfleckes aus kubischen oder kurz prismatischen Zellen, während sie im Übrigen aus flachen, überall gleich beschaffenen Elementen zusammengesetzt war. Doch zeichneten sich diese flachen Elemente der äußeren Schicht vor denen der inneren durch einen ansehnlicheren Zellleib aus. Eine Verbindung beider Schichten konnte ich an meiner Serie nirgends wahrnehmen. Meine Beobachtungen stimmen also in allen Punkten mit denen KÖLLIKER's überein[1]. Die Hülle der Keimblase bestand aus der Zona pellucida und einer sie bedeckenden, dünnen, stellenweise unterbrochenen Eiweißschicht. Die Zona pellucida ließ an den Schnitten zwei in einander übergehende Schichten unterscheiden, von denen die äußere mit Kochenillealaun sich schwächer färbte als die innere.

Die nächstälteren Keimblasen, welche ich untersuchte, waren 7 Tage 3 Stunden alt. Sie waren alle festgewachsen; indessen gelang es mir doch, von neun Keimscheiben acht unversehrt zu erhalten. Fünf davon wurden in Querschnittserien zerlegt, mit einer Schnittdicke von $^1/_{130}$ mm. Die Keimscheiben waren nicht alle gleich entwickelt. Ich beginne mit der Beschreibung einer der jüngsten. Die ganze Länge der Area embryonalis betrug 1,23 mm; die Länge des Primitivstreifens 0,77 mm; die Länge des HENSEN'schen Knotens etwa 0,08—0,1 mm und ungefähr von derselben Länge war auch der Kopffortsatz. Wenn ich hier von Kopffortsatz spreche, so ist diese Bezeichnung eigentlich auf das Flächenbild nicht gut anwendbar, denn vor dem HENSEN'schen Knoten befand sich, mit ihm innig

[1] KÖLLIKER, Entwicklungsgesch. des Menschen und der Thiere. pag. 224 u. ff.

zusammenhängend, ein dunkler Ring von ungefähr 0,1 mm Durchmesser und in diesem Ring eine hellere Stelle. Die Querschnitte haben mir keine Erklärung dieses Bildes gegeben; sie verhielten sich ähnlich wie bei anderen Keimscheiben mit kurzem Kopffortsatz. Am hinteren Ende des Primitivstreifens war eine breitere, dunkle Stelle bemerkbar, der sog. »hintere Knopf oder Endwulst« KÖLLIKER's. Ich muss übrigens bemerken, dass die von mir gegebenen Maße, abgesehen davon, dass sie vom gehärteten Objekte abgenommen wurden, schon desshalb einen nur geringen Werth beanspruchen können, weil es ganz unmöglich ist, die Grenzen der einzelnen Abschnitte genau anzugeben. Am besten gelingt dies noch hinsichtlich der Grenze zwischen HENSEN'schem Knoten und Kopffortsatz; aber auch nur nach der Schnittserie, während im Flächenbilde beide in einander übergehen.

Von der Querschnittserie habe ich nur einen Schnitt, der ungefähr der hinteren Grenze des HENSEN'schen Knotens entnommen ist, abgebildet (Taf. IX Fig. 1). Ich will mich auch bei der Beschreibung vorzüglich an dieses eine Bild halten, um mich später bei der Beschreibung einer größeren Anzahl von Bildern aus einer Serie durch eine etwas ältere Keimscheibe nicht allzusehr wiederholen zu müssen. Der HENSEN'sche Knoten, der eigentlich nichts Anderes ist als das vordere verdickte und aufgetriebene Ende des Primitivstreifens, zeigt an dieser Serie keine Rinne oder Grube an der Oberfläche. Die Primitivrinne beginnt erst vier Schnitte hinter dem Schnitt der Fig. 1; sie ist vorn am tiefsten und läuft hinten allmählich flach aus, so dass in der hinteren Hälfte des Primitivstreifens und am Endwulst nichts mehr von ihr zu sehen ist. Die Keimblase besteht fast in der ganzen Ausdehnung der Area aus drei Schichten; nur an deren vorderstem Ende fehlt die mittlere Schicht. Diese erstreckt sich im Bereiche der hinteren Hälfte der Area embryonalis in die Area pellucida hinaus. Ich verweise in dieser Hinsicht auf die von KÖLLIKER[1] auf Taf. I Fig. 8 abgebildeten Verhältnisse. Die mittlere Schicht steht am HENSEN'schen Knoten, am Primitivstreif und am Endwulst mit der äußeren Schicht in Zusammenhang. Dieser Zusammenhang ist derart, dass man nicht daran zweifeln kann, dass von hier aus die Entwicklung der mittleren Schicht ausgeht. Sowohl am HENSEN'schen Knoten als am

[1] Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Universität zu Würzburg. 1882.

Primitivstreif sieht man zahlreiche Theilungsfiguren, was auf eine sehr lebhafte Zellvermehrung an diesen Orten hinweist. Die mittlere Schicht lässt im Allgemeinen zwei Lagen unterscheiden, die größtentheils aus ziemlich plattgedrückten Zellen bestehen, und nur in der Mitte bemerkt man eine größere Mächtigkeit der Schicht und mehr polygonal gestaltete Elemente (Fig. 1).

Ausführlicher will ich bei der Beschreibung einer etwas älteren Keimscheibe verweilen, von der ich drei Schnitte (Taf. IX Fig. 2—4) abgebildet habe. Ich habe folgende Maße notirt: ganze Länge der Area embryonalis 1,615 mm, Länge des Primitivstreifens ohne Knoten 0,92 mm, Knoten 0,077 mm, Kopffortsatz 0,19—0,2 mm. Der Hensen'sche Knoten stellt eine ansehnliche Erhebung am Vorderende des Primitivstreifens dar und zeigt in der Mitte eine sehr deutliche, ziemlich tiefe, aber sehr schmale Einsenkung oder Grube (Fig. 3). Vom Boden und den Wänden dieser Grube erstreckt sich die mittlere Schicht, Anfangs zwei Zellen dick, dann über die Area hinaus sich verdünnend, lateralwärts. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass der Hensen'sche Knoten einen der Hauptherde der mittleren Schicht darstellt. Die Grube ist nur an dem einen abgebildeten Schnitte deutlich; an den nächsten nach vorn und hinten anstoßenden ist nur eine ganz geringe Vertiefung wahrnehmbar, die an den nächstfolgenden Schnitten verschwindet. Die vordere und hintere Abdachung des Knotens zeigen also keine Vertiefung oder Rinne und es setzt sich daher auch die Primitivrinne nicht in die in Fig. 3 sichtbare Einsenkung fort. Es ist mir aus der Litteratur keine Zeichnung bekannt, welche die beschriebenen Eigenthümlichkeiten so deutlich wiedergeben würde, als das abgebildete Präparat. Kölliker hat den Hensen'schen Knoten, wie es scheint, an Schnitten nicht gesehen; wenigstens stellen alle seine Abbildungen entweder den Primitivstreifen oder den Endwulst dar, aber keine entspricht dem Bilde, welches man vom Knoten erhält. Verfolgt man die Serie nach vorn, so sieht man, wie sich allmählich der verdickte Theil der mittleren Schicht von der äußeren Schicht ablöst. Diese Ablösung ist elf Schnitte vor dem abgebildeten, also etwa 0,08 mm weiter vorn, vollzogen. Den dreizehnten Schnitt vor dem in Fig. 3 abgebildeten stellt die Fig. 2 dar; dieser ist also durch das Hinterende des Kopffortsatzes gelegt und wir sehen an ihm Folgendes: die mittlere Schicht ist in der Mitte, eben dem Kopffortsatze entsprechend, erheblich dicker als an den Seiten. Sie geht hier in zwei, mehr oder weniger deutlich aus zwei Lagen

bestehende Platten über. Am Kopffortsatze selbst zeigen die dorsalen Zellen einen mehr epithelialen Charakter und bilden eine Art Platte, während die tieferen und zahlreicheren Zellen unregelmäßigere Formen aufweisen. Zwischen beiden Theilen ist ein, übrigens nicht sehr deutlicher, schmaler Spaltraum vorhanden. Dieser dürfte wohl als erste Andeutung des sogenannten Chordakanales aufzufassen sein. Die Seitentheile der mittleren Schicht stehen sowohl mit der dorsalen Platte als auch mit der ventralen Zellmasse des Kopffortsatzes in Verbindung. Ein Zusammenhang der mittleren Schicht mit der unteren, aus sehr platten Zellen bestehenden ist hier eben so wenig wie an anderen Stellen der Keimscheibe nachweisbar. Je weiter man den Kopffortsatz nach vorn verfolgt, um so niedriger erscheint er, bis er nur aus zwei Zelllagen besteht und schließlich als besonderer Theil der mittleren Schicht verschwindet. Geht man in der Serie vom Hensen'schen Knoten nach hinten, also in den Bereich des Primitivstreifens, so sieht man, dass der Zusammenhang der mittleren und äußeren Schicht stets gewahrt bleibt. Fig. 4 stellt einen Schnitt durch den vorderen Theil des Primitivstreifens, dreizehn Schnitte hinter dem in Fig. 3 abgebildeten dar. Wir sehen hier vor Allem die Primitivrinne und rechts und links von ihr die Primitivwülste. An diesen macht sich eine auffallende Asymmetrie bemerkbar, indem der linke Wulst beträchtlich höher erscheint als der rechte. Indessen scheint dieses Verhalten nicht konstant zu sein, denn zwei andere Serien durch ungefähr gleichalterige Keimscheiben lassen davon nichts oder wenigstens nichts Deutliches sehen. Mit dem Boden und den Wänden der Primitivrinne steht die mittlere Schicht wieder im innigsten Zusammenhange. Weiter hinten ändert sich das Bild zunächst nur in so fern, als die Primitivwülste etwas niedriger werden und ein symmetrisches Verhalten zeigen. In der hinteren Hälfte des Primitivstreifens schwindet die Rinne, der Zusammenhang der äußeren und mittleren Schicht bleibt aber erhalten. Noch weiter hinten, im Bereiche des Endwulstes, findet sich eine sehr breite Verwachsung von äußerer und mittlerer Schicht, ganz so, wie dies Kölliker in mehreren seiner Figuren zeichnet. Die äußere Schicht der Keimscheibe ist im vorderen Drittel der Area embryonalis am dicksten, wird dann nach hinten allmählich dünner und sinkt schließlich im Bereiche des Endwulstes auf weniger als die Hälfte der ursprünglichen Höhe herab. Über dem Kopffortsatze ist sie etwas dünner als an den Seiten (Fig. 2). Diese Verhältnisse scheinen mir in so fern von einiger Wichtigkeit zu sein, als sich hierin schon

eine Vorbereitung späterer Vorgänge zu erkennen giebt, da ja die Rückenwülste und Medullarfalten im vorderen Bereiche der Area embryonalis zur Entwicklung kommen.

Die hier mitgetheilten Beobachtungen stimmen, wie schon mehrmals hervorgehoben wurde, in vielen wesentlichen Punkten mit denen KÖLLIKER's überein. Sie gehen über dieselben nur hinsichtlich des Kopffortsatzes, des HENSEN'schen Knotens und einiger mehr untergeordneter Punkte hinaus. So groß aber auch die Übereinstimmung der Beobachtungen ist, so kann ich mich doch der Deutung, die KÖLLIKER denselben gegeben hat, nicht anschließen. KÖLLIKER fasst das Hauptresultat seiner Untersuchungen in dem Satze zusammen, »dass das Mesoderm einzig und allein aus einer Wucherung des Ektoderms, der Achsenplatte, hervorgeht, ohne Mitbetheiligung des Entoderms« (l. c. pag. 34). Ich habe es, hauptsächlich in Anbetracht der Mittheilungen VAN BENEDEN's, vermieden, von »Ektoderm, Entoderm und Mesoderm« zu sprechen. Die äußere Schicht ist zwar zweifellos dem Ektoderm der übrigen Wirbelthiere gleichzusetzen, indessen entspricht, den Ausführungen VAN BENEDEN's zufolge, die mittlere Schicht keineswegs ausschließlich dem Mesoderm, sondern schließt in ihren medianen Abschnitten noch denjenigen Theil des Keimes in sich, der dem embryonalen Entoderm niederer Wirbelthiere entspricht. Die bisher als Entoderm beschriebene innere Schicht wird von VAN BENEDEN, wie bereits erwähnt, als Lecithophor bezeichnet und mit dem Dotterentoderm der Sauropsiden, das von KUPFFER unter der Bezeichnung »Paraderm« so ausführlich beschrieben wurde, verglichen. Für die Richtigkeit dieser Auffassung lassen sich schon jetzt mehrere Gründe geltend machen, und ich verweise zunächst nur auf die wichtige, bisher nicht genügend beachtete Thatsache, dass, wie ein Vergleich mit den gleich näher zu beschreibenden späteren Stadien lehrt, das Mesoderm später gerade dort, wo es am mächtigsten entwickelt sein sollte, nämlich in der Medianlinie des Kopffortsatzes, vollständig fehlt und sich hier unter dem Ektoderm der Rückenrinne lediglich das Entoderm vorfindet. Ich werde unten nochmals darauf zurückkommen.

Die nächst älteren von mir untersuchten Keimscheiben zeigten drei (oder nach meiner Zählung vier) Urwirbel und boten im Allgemeinen ein Bild, ähnlich dem, welches von KÖLLIKER in Fig. 164 seines Lehrbuches und von HENSEN in Taf. IX Fig. 28 seiner Abhandlung über die Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens dargestellt ist. Die Keimscheibe jedoch, an die ich mich bei

der Beschreibung zunächst halten werde, war etwas älter; sie hatte fünf Urwirbel, wovon die vier hinteren scharf abgegrenzt waren, während der erste kontinuirlich in das Mesoderm des Vorderkopfes überging.

Die Medullarplatten sind in diesem Stadium schon deutlich vom übrigen Ektoderm abgesetzt; an der Grenze zwischen Ektoderm und Medullarplatte sieht man im Bereiche des Kopfendes der Embryonalanlage bis etwa zum Hinterende der gleich zu erwähnenden Parietal- oder Perikardialhöhle eine Ektodermfalte, die eine nach oben offene Rinne umschließt. Dieselbe Falte ist auch an Hühner- und Taubenkeimscheiben korrespondirenden Alters zu sehen; mit zunehmender Entwicklung setzt sie sich weiter nach hinten fort. Sie ist von His als »Zwischenstrang oder Ganglienstrang« und die Rinne als »Zwischenrinne oder Ganglienrinne« bezeichnet und als Vorläufer der Ganglienanlagen gedeutet worden. Ich habe mich aber an Hühner- und Taubenembryonen überzeugt, dass der »Ganglienstrang« und die »Ganglienrinne« mit der Entwicklung der Ganglien des Kopfes und Rumpfes gar nichts zu thun haben[1].

Das Mesoderm besteht aus zwei, in der Mittellinie vollständig von einander getrennten Hälften oder Platten, die nur vor den Medullarplatten, also im vordersten Bezirke der Embryonalanlage, und hinter dem Kopffortsatze des Primitivstreifens, also im Bereiche des Primitivstreifens selbst und hinter demselben, in einander übergehen. In dem vor der Urwirbelregion gelegenen Embryonalbezirke besteht jede der beiden Platten aus ziemlich locker mit einander verbundenen Zellen. In einer Entfernung von ungefähr 0,3 mm von der Mittellinie weicht jede Platte in zwei Lamellen aus einander, welche eine ziemlich geräumige Höhle umschließen; etwa 0,18 mm weiter nach außen kommen die beiden Lamellen wieder zur Vereinigung. Diese Höhle ist die primitive Perikardialhöhle. Ihre untere dickere

[1] Es ist hier nicht der Ort, eine eingehende Kritik der His'schen Angaben zu geben. Ich will nur bemerken, dass in dem am ausführlichsten darüber handelnden Aufsatz »über die Anfänge des peripherischen Nervensystems« ein merkwürdiges Durcheinander guter und schlechter Beobachtungen vorliegt. Was His auf Taf. XVII Fig. 1 *a*, 1 *b*, 1 *c*, 1 *d*, 1 *e*, 2, 3 *a*, 3 *b*, 3 *g*, 3 *h*, 6 *a*, 6 *b*, 7 als Nervenanlage bezeichnet, hat mit der Nervenentwicklung gar nichts zu thun; was er dagegen in den Figuren 3 *c*, 3 *d*, 3 *e*, 3 *f*, 4, 5, 8 *b* als solche bezeichnet, lässt in der That die Ganglien hervorgehen. Die Figuren 8 *c*, 9, 15 u. a. sind ganz ungenau und die Spalte in den Ganglienanlagen der Figuren 3 *c*, 3 *d* und 3 *f* existirt an gut konservirten Embryonen nicht.

Wand wird durch das, dem Entoderm[1] dicht aufliegende Endothelrohr des Herzens in die Höhle hinein vorgetrieben.

In der Urwirbelregion ist das Mesoderm jederseits in die Urwirbel und Seitenplatten getheilt. Die Urwirbel umschließen eine kleine spaltförmige Höhle ohne zelligen Inhalt; dessgleichen umschließen auch die Seitenplatten einen feinen Spaltraum, die Pleuroperitonealhöhle, und in diese setzt sich von vorn her die Perikardialhöhle kontinuirlich fort. Die Perikardialhöhle bildet also zu dieser Zeit den vordersten Abschnitt des ventralen Cöloms oder der Pleuroperitonealhöhle; das dorsale Cölom wird durch die Urwirbelhöhlen repräsentirt. Die viscerale Seitenplatte oder Splanchnopleura ist dicker als die parietale oder Somatopleura. Es setzen sich also auch die Eigenthümlichkeiten der Wände der Perikardialhöhle nach rückwärts auf die Wände der Pleuroperitonealhöhle fort. So weit die Mesodermzellen die Begrenzung von Höhlen bilden, haben sie einen epithelialen Charakter.

Hinter der Urwirbelregion schwindet natürlich mit den Urwirbeln auch das dorsale Cölom. Dagegen setzt sich das ventrale oder die Pleuroperitonealhöhle auch noch nach rückwärts (vgl. Taf. IX Fig. 5 *c*), ja selbst noch in den Bezirk der Keimscheibe, welcher den Primitivstreifen trägt, fort. Dabei weicht aber die mediale Grenze derselben mehr nach der Peripherie zurück, so dass also diese Höhle erst in größerer Entfernung von der Mittellinie auftritt (vgl. Fig. 5).

Unter der Splanchnopleura, also zwischen ihr und dem Entoderm, finden sich allenthalben Gefäße in Form von Endothelröhren, die unter einander Netze bilden und mit denen auch das Endothelrohr der Herzanlage in Verbindung steht. Man ist aber durch nichts berechtigt, diese Gefäßnetze als ein »Gefäßblatt« im Sinne His' anzusehen. Im außerembryonalen Bezirke der Keimscheibe finden sich in den Endothelröhren auch schon Blutkörperchen in ziemlicher Menge.

Bevor ich nun zur Beschreibung der Beziehungen des Mesoderms zum Primitivstreifen und zum Kopfforsatze desselben übergehe, muss ich noch einer eigenthümlichen Bildung gedenken, die das außerembryonale Ektoderm zeigt und die schon von Anderen unter dem

---

[1] In diesem Stadium lässt sich, wenigstens hinsichtlich der histologischen Charaktere, kein Unterschied mehr zwischen Lecithophor oder Paraderm und embryonalem Entoderm wahrnehmen; ich gebrauche daher einfach die Bezeichnung Entoderm.

Namen des »Ektodermwulstes« beschrieben wurde. Dieser Wulst umzieht die Embryonalanlage in einem Abstande von etwa 0,6 mm von der Mittellinie, hat eine größte Breite von 0,8 mm und nimmt nach vorn und hinten an Höhe und Breite bedeutend ab. Er zeigt folgenden Bau (vgl. Taf. VII Fig. 5 *ect*). Die tiefste Lage bildet ein mehr kubisches Epithel mit undeutlich abgegrenzten Zellen und darüber findet sich, damit in unmittelbarem Zusammenhange, eine mächtige Zellmasse, die die Größe der einzelnen Elemente nur aus dem Abstande der auffallend großen kugeligen Kerne erkennen lässt. In dieser Masse finden sich sehr zahlreiche Vakuolen von verschiedener Größe (Fig. 5 *v*). An einzelnen Stellen ragen aus dieser Masse plumpe, papillenartige Fortsätze hervor.

Betrachten wir nun zunächst einen Schnitt, welcher in der Mitte zwischen hinterem Ende der Urwirbelregion und vorderem Ende des Kopffortsatzes hindurchgeht (Taf. IX Fig. 6). Wir sehen da vor Allem die aus den Rückenwülsten sich entwickelnden Medullarwülste mit der flachen Medullarfurche, dann die beiden in der Mitte von einander getrennten Hälften des Mesoderms und endlich das dünne unter Mesoderm und Ektoderm hinwegziehende Entoderm. Letzteres lässt jedoch eine Eigenthümlichkeit erkennen. Während es nämlich an den Seiten eine aus sehr flachen Zellen bestehende Membran vorstellt, bildet es in der Mitte, wo es dem breiten Boden der Medullarrinne anliegt, eine 0,1 mm breite, 0,01 mm dicke Platte (Fig. 6 *chp*). Wir können dieselbe, da aus ihr wohl zweifellos die Chorda hervorgeht, als Chordaplatte bezeichnen. Die obere Fläche dieser Platte fällt an den Rändern in einem Winkel von etwa 45° gegen die Seitentheile des Entoderms ab. Diese setzen sich aber an den meisten Schnitten durch diese Gegend nicht ganz unmittelbar an die Ränder der Chordaplatte an, sondern erscheinen gewöhnlich durch eine ganz schmale Lücke davon getrennt. Das Mesoderm steht weder mit der Chordaplatte noch mit den Seitentheilen des Entoderms im Zusammenhang.

Ein Schnitt durch die Mitte des Kopffortsatzes, also in geringer Entfernung vom Hensen'schen Knoten, giebt das in Fig. 7 wiedergegebene Bild. Die Chordaplatte hat annäherd dieselbe Breite wie an dem vorigen Schnitte; sie ist aber nur mehr in der Mitte einschichtig, während sie an den Seiten deutlich aus zwei Zellschichten besteht. Hier tritt sie nun mit dem Mesoderm, das in der Nähe der Chordaplatte gleichfalls aus zwei Zellschichten besteht, in so unmittelbaren Zusammenhang, dass eine Grenze zwischen beiden

nicht gezogen werden kann. Das Entoderm tritt genau an der Stelle an die Chordaplatte heran, wo diese anfängt zweischichtig zu werden (bei * Fig. 7). Dabei sind die Ansatzstellen des Entoderms einander mehr genähert als früher. Durch diese Beziehungen des Entoderms zur Chordaplatte und der Chordaplatte zum Mesoderm gewinnt es den Eindruck, als ob sich einerseits das Entoderm in die untere Zellenlage der Chordaplatte und von hier aus in die untere Schicht des Mesoderms, andererseits der einschichtige Theil der Chordaplatte in die obere Zellenlage des zweischichtigen Theiles und endlich in die obere Mesodermschicht fortsetzte.

An dem vordersten Ende des Primitivstreifens, also an derjenigen Stelle, welche dem HENSEN'schen Knoten entspricht, bekommt man das Bild der Fig. 8 Taf. VII. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier alle drei Keimblätter in der innigsten Verbindung stehen. Dem Ektoderm fehlt nicht allein eine scharfe untere Grenze, sondern es wuchern seine Zellen geradezu in den Knoten hinein. Das Entoderm lässt keine eigentliche Chordaplatte mehr erkennen, zeigt aber an deren Stelle wieder in so fern eine Besonderheit, als es in der Mitte von unten her eben merklich eingebuchtet ist. Gegen diese Einbuchtung konvergiren die Zellen des Mesoderms in der in der Figur angegebenen Weise. Das Mesoderm steht im Bereiche des Knotens eben sowohl mit dem Entoderm wie mit dem Ektoderm in Verbindung. Die geschilderten Verhältnisse sind aber nur in einer verhältnismäßig kurzen Strecke zu finden. Ich kann sie (bei einer Schnittdicke von $^1/_{130}$ mm) nur an höchstens zehn Schnitten der betreffenden Serie sehen.

Von hier angefangen nach rückwärts erhält man Bilder, wie ein solches in Fig. 9 Taf. VII wiedergegeben ist. Es zeigt sich also von hier an das Mesoderm nur mehr mit dem Ektoderm im Zusammenhang, während das Entoderm glatt darunter hinwegzieht.

Die Reihenfolge der Bilder, welche man vom Kopffortsatz des Primitivstreifens und dem Primitivstreifen selbst erhält, muss sofort an die Bilderreihe erinnern, welche wir von Hühnerkeimscheiben vom Ende des ersten Tages erhalten haben. In beiden Fällen sehen wir im Kopffortsatz die Chordaplatte mit dem Mesoderm und Entoderm in Verbindung treten; weiter hinten, am Vorderende des Primitivstreifens, dem »Knoten« der Säugethiere entsprechend, begegnen wir in beiden Fällen einer innigen Verlöthung aller drei Keimblätter und endlich noch weiter hinten sehen wir nur mehr einen Zusammenhang des Mesoderms mit dem Ektoderm. Die einzige, stärker in

die Augen fallende Differenz liegt in der verschiedenen Ausbildung der Chordaplatte; während diese bei den Vögeln einen mächtigen Wulst bildet, stellt sie bei den Säugethieren eine relativ unansehnliche, einschichtige Lamelle dar. Ich muss aber auch hier wieder bemerken, dass ich es auch für die Säugethiere für unwahrscheinlich halte, dass die Chordaplatte ausschließlich in die Bildung der Chorda aufgeht. Dazu ist dieselbe viel zu mächtig.

Ich lasse nun noch eine Beschreibung des hinteren Körperendes von Kaninchenembryonen mit zehn, zwölf und dreizehn Urwirbeln folgen; die eigenthümlichen Verhältnisse der Chordaplatte werden die Beschreibung rechtfertigen. Einer Querschnittserie durch einen Kaninchenembryo mit zehn Urwirbeln sind die Schnitte der Fig. 10—13 entnommen. Der Schnitt der Fig. 13 geht durch den sechsten Urwirbel. Das Medullarrohr ist hier schon geschlossen. Die Chordaplatte besteht in der Mitte, wo sie dem Boden des Medullarrohres dicht anliegt, aus einer einfachen Lage ziemlich niedriger Zellen; an den Seiten dagegen ist sie deutlich zweischichtig und die beiden Schichten gehen am freien Rande in einander über; an den medialen Rand der unteren Schicht setzt sich das Entoderm an. In der Höhe des siebenten Urwirbels öffnet sich das Medullarrohr.

Der nächste in Fig. 12 abgebildete Schnitt trifft nicht mehr die Urwirbelregion. Die Chordaplatte ist hier beträchtlich schmäler, lässt aber doch noch im Wesentlichen dieselben Beziehungen zum Entoderm erkennen wie früher.

Noch weiter hinten ändern sich aber die Verhältnisse (Fig. 11). Die Chordaplatte ist hier vollständig vom Entoderm losgelöst; sie besteht aus einer dorsalen epithelialen und einer ventralen, aus mehr spindelförmigen Zellen bestehenden Hälfte. Zwischen beiden findet sich zuweilen ein feines spaltförmiges Lumen; dieses ist indessen nicht mit der in jüngster Zeit von so vielen Autoren beschriebenen Chordahöhle zu verwechseln. Das Bild der Fig. 11 leitet sich aus dem der Fig. 12 dadurch ab, dass die medialen Ränder der beiden Seitentheile des Entoderms auf einander zugewachsen und mit einander verschmolzen sind. Sagittalschnitte werden uns noch nähere Aufschlüsse geben.

Schnitte durch den Primitivstreifen geben das Bild der Fig. 10. Eine Chordaplatte ist hier nicht mehr zu sehen; diese hört vielmehr, wie in den früher besprochenen Stadien, am Vorderende des Primitivstreifens auf. Das Ektoderm steht in der ganzen Ausdehnung des Primitivstreifens im innigsten Zusammenhange mit dem Mesoderm

In diese, unter dem verdickten Ektoderm gelegene Zellmasse geht die Chordaplatte ohne irgend eine Grenze über. Das Entoderm ist dagegen als eine einschichtige Lamelle überall scharf vom Mesoderm getrennt. Das Mesoderm spaltet sich nach den Seiten in Somatopleura und Splanchnopleura; diese bleibt in ihrem weiteren Verlaufe dem Entoderm angeschlossen, während jene sich mit dem Ektoderm zur Bildung der hinteren Amnionfalte (*af*) oder der Schwanzscheide des Amnion erhebt. Zwei Schnitte hinter dem in Fig. 10 abgebildeten vereinigen sich die beiden Amnionfalten über dem Rücken des Embryo. Über dem Entoderm sieht man wieder zahlreiche Gefäßquerschnitte; in geringerer Menge sind solche auch an anderen Stellen zu sehen.

Eine Querschnittserie durch das Hinterende eines Embryo mit dreizehn Urwirbeln zeigt in Beziehung auf die Chordaplatte wesentlich dieselben Verhältnisse, wie der beschriebene Embryo. Auch hier ist die Chordaplatte in der Mitte einschichtig, an den Seiten zweischichtig, und die Beziehungeu des Entoderms zu derselben sind die gleichen wie früher. Nur am Kopfende zeigen sich andere Verhältnisse, die indess hier nicht erörtert werden sollen.

Sehr instruktiv sind Sagittalschnittserien. Ich besitze solche von Embryonen mit zehn, zwölf und dreizehn Urwirbeln. Einen medianen Sagittalschnitt durch einen Embryo mit dreizehn Urwirbeln stellt Fig. 14 Taf. IX vor. Wir wollen zunächst die Strecke des Schnittes, welche nach vorn (in der Figur nach rechts) von der mit *Am* bezeichneten Stelle liegt, betrachten. Diese Strecke ist für uns am wichtigsten. Wir sehen zunächst das dicke Ektoderm der Medullarrinne (*mr*) sich in das Ektoderm des Primitivstreifens (*Pr*) und von hier aus in das einschichtige Ektoderm der Aftergegend (*Am*) fortsetzen. So weit der Primitivstreifen reicht, steht das Ektoderm mit dem Mesoderm im Zusammenhang; vor und hinter demselben ist es von der Unterlage getrennt. Am Entoderm können wir zwei Strecken unterscheiden; zunächst eine vordere, wo die Darmwand in der Mittellinie von der Chordaplatte (*chp*) gebildet wird, sodann eine hintere (*ent*), in deren Bereich das Entoderm, nach rückwärts sich fortsetzend, in die dorsale Wand des Hinterdarmes (*hd*) übergeht. Wenn wir die Chordaplatte von vorn nach rückwärts verfolgen, so sehen wir, wie dieselbe in das Vorderende des Primitivstreifens übergeht und dabei allmählich ihre Selbständigkeit verliert; wenn wir das Entoderm des Hinterdarmes nach vorn verfolgen, so sehen wir, wie sich dasselbe, allmählich dünner werdend, auf die untere

Fläche der Chordaplatte umschlägt und nun im weiteren Zuge nach rückwärts die ventrale Hälfte dieser Platte bildet (vgl. den Querschnitt Fig. 11). Ich weiß nicht, ob ich recht gehe, wenn ich diese Stelle mit der von SELENKA sogenannten »hinteren Chordatasche« vergleiche.

Bei *Am* treffen Ektoderm und Entoderm zur Bildung der »Aftermembran« MIHALKOVICS' zusammen.

Betrachten wir nun die hintere Hälfte des abgebildeten Schnittes. Diese wird fast ganz von dem »Allantoishöcker« (BONNET) (*Al*) eingenommen. Wie ein Vergleich mit einer Querschnittserie durch einen Embryo desselben Alters ergiebt, ist dieser Höcker beträchtlich breiter als lang und stellt also einen queren Wulst am Caudalende des Embryo dar. Das Verhalten des Hinterdarmes (*hd*) zu diesem Höcker ist am besten aus der Figur ersichtlich; man sieht hier auch, dass sich das blinde Ende des Darmes über die Aftermembran nach hinten eine kurze Strecke weit fortsetzt, wobei zugleich das Entoderm zu einer sehr dünnen, aus sehr flachen Elementen bestehenden Membran wird. Der Allantoishöcker enthält sehr zahlreiche, zum Theil ungemein weite Gefäße (*gf*). Hinter der Aftermembran geht von der dorsalen Fläche des Höckers die hintere Amnionfalte (*af*) aus, deren dicke Wurzel sich rasch verdünnt und bald nur aus zwei Epithellamellen besteht, von denen die untere dem Ektoderm, die obere dem Mesoderm angehört.

Die zu dieser Zeit noch sehr kurze postanale Strecke des Darmes wächst alsbald noch weiter in den Allantoishöcker hinein, während dieser sich gleichzeitig mit der Ausbildung der Schwanzkrümmung ventralwärts wendet. Diese Verhältnisse sind in den Figuren 205 und 206 von KÖLLIKER's Lehrbuch im Allgemeinen richtig zur Anschauung gebracht. Im Einzelnen ist noch zu bemerken, dass das in den Allantoishöcker vordringende Darmdivertikel sich alsbald theilt und dass diese Theilung immer weiter schreitet, so dass man schon an Embryonen mit noch weit offener Gehörgrube und vollständig erhaltener Rachenhaut (Embryonen von 9 Tagen 2 Stunden und 9 Tagen 7 Stunden) in der Allantois außer den zahlreichen Blutgefäßen ein ungemein reich verästeltes Kanalsystem findet, das mit dem Hinterdarm in offener Kommunikation steht. Dieses Kanalsystem ist von einem sehr flachen Epithel ausgekleidet und kann daher leicht zur Verwechslung mit Gefäßen Veranlassung geben. Eine sorgfältige Untersuchung lückenloser Serien lässt indessen die richtigen Verhältnisse leicht erkennen.

Ich bin mit diesen Bemerkungen über die Bildung der Allantois etwas von meinem eigentlichen Thema abgekommen und kehre nun wieder zu demselben zurück, indem ich noch ein paar Worte über die Litteratur sage. Durch die bereits erwähnten Mittheilungen van Beneden's scheint es endlich möglich zu werden, die über die erste Entwicklung der Säugethiere bisher bekannt gewordenen Thatsachen mit einander in Einklang zu bringen. Die Hindernisse, die sich einem Verständnisse dieser Thatsachen bisher entgegenstellten, hatten einerseits darin den Grund, dass es an einer klaren Fragestellung fehlte, andererseits aber auch darin, dass bisher keinem Forscher eine ganz lückenlose Serie von Embryonen zur Verfügung stand und jeder die von ihm beobachteten Bilder zum Ausgang seiner Beurtheilung machte. Wie oben erwähnt, hat man nach van Beneden den Kopffortsatz nicht dem Mesoderm zuzurechnen, sondern als den embryonalen Theil des Entoderms aufzufassen, der sich erst sekundär mit dem Dotterblatt (Lecithophor van Beneden's) in Verbindung setzt. Indem man letzteres bisher schlechtweg als Entoderm bezeichnete, erschien ein Vergleich der Mesodermbildung der Säugethiere mit derjenigen der Sauropsiden und noch mehr mit der der Anamnier nahezu ausgeschlossen. Anders stellt sich die Sache, wenn man, der Auffassung van Beneden's folgend, im Kopffortsatz einen Theil des Entoderms erblickt. Van Beneden kommt hinsichtlich der Mesodermbildung der Säugethiere zu folgenden wichtigen Schlüssen: »1) ein Theil des Mesoderms entsteht unter der Form von zwei symmetrischen Anlagen, einer rechten und linken, von den Rändern des Kopffortsatzes; 2) ein anderer, der Haupttheil, vom hinteren Ende und von den Rändern des Primitivstreifens.« So hätten wir also genau dieselben beiden Abschnitte am Mesoderm der Säugethiere zu unterscheiden, denen wir bei den Vögeln begegnet sind. Die auffallendste und größte Differenz scheint darin zu liegen, dass bei den Vögeln der Kopffortsatz mit dem Dotterblatt (Paraderm Kupffer's) etwas früher verwächst oder aber vielleicht nie so scharf davon geschieden ist als bei den Säugethieren.

Von älteren Angaben möchte ich nur noch diejenige Heape's hervorheben, der sich in seiner Arbeit über die Entwicklung des Maulwurfs über die Mesodermbildung folgendermaßen äußert:

»The middle germinal layer has two distinct sources: in the first place it arises from the epiblast and hypoblast at the hind end of the embryonic area, in the structure known as the primitive streak; and secondly, from the hypoblast alone in the anterior

region of the area in front of the primitive streak.« Er unterscheidet daher den »Primitivstreifen—Mesoblast« (the primitive streak mesoblast) und den »hypoblastischen Mesoblast« (the hypoblastic mesoblast). Vom Primitivstreifen bemerkt er, dass derselbe in seinen verschiedenen Strecken einen verschiedenen Bau zeige; auf eine kurze Strecke, in deren Bereich das Ektoderm verdickt ist, ohne mit den unterliegenden Zellen eine Verbindung einzugehen, folgt eine Stelle, wo alle drei Keimblätter zusammenhängen, woraus Heape schließt, dass das Mesoderm hier sowohl vom Ektoderm als vom Entoderm seinen Ursprung nimmt; in der Mitte des Primitivstreifens findet man dann konstant und typisch das Mesoderm bloß mit dem Ektoderm in Zusammenhang, woraus Heape den Schluss zieht, dass es hier nur zu diesem allein in genetischer Beziehung stehe; endlich am hinteren, knopfförmigen Ende findet man häufig, aber nicht immer, wieder einen Zusammenhang aller drei Blätter. — Vor dem Primitivstreifen entsteht das Mesoderm etwas später und geht hier ausschließlich aus dem Entoderm hervor; es entsteht hier in Form zweier in der Mittellinie von einander getrennter Zellmassen. Der in der Mittellinie verlaufende Strang von Entodermzellen wird zur Chorda.

Ich brauche kaum zu bemerken, dass die Angaben Heape's sich nur auf Keimscheiben beziehen können, die älter waren als die Eingangs dieses Kapitels von mir beschriebenen. Sie waren offenbar auch älter als diejenigen, die Kölliker in seiner oben citirten Abhandlung zum Gegenstande seiner Untersuchungen genommen hat. Andererseits waren sie jedenfalls jünger als diejenigen, denen die Fig. 5—9 meiner Taf. IX entnommen sind. Indessen können Heape's Angaben mit den in diesen Figuren dargestellten Verhältnissen noch sehr gut in Einklang gebracht werden.

Wenn ich auch nicht der Ansicht bin, dass meine Beobachtungen für sich allein ausreichen würden, um die Mesodermbildung der Säugethiere zu erläutern, so scheint mir doch, dass sie als eine Stütze für die Auffassung van Beneden's gelten können.

Es soll nun zunächst gezeigt werden, wie die Mesodermbildung der Amnioten von derjenigen der Anamnier und diese selbst von derjenigen des Amphioxus abzuleiten ist. Sodann soll die Frage erörtert werden, ob und in wie fern die Mesodermbildung der

Wirbelthiere und diejenige der wirbellosen Bilaterien auf ein gemeinsames Grundschema zurückgeführt werden können.

Zur Erörterung der ersten Frage ist es nothwendig, etwas weiter auszuholen. Denn es steht die Art der Mesodermbildung in so inniger Abhängigkeit von der Art der Gastrulation, dass jene nicht verstanden werden kann, ohne dass man zuvor über diese ins Reine gekommen ist. Die Gastrulation selbst aber hängt wieder so innig mit der Art der Eifurchung und diese mit der Größe des Nahrungsdotters zusammen, dass es nothwendig ist, zunächst ein paar Worte über den Einfluss des Nahrungsdotters auf die Furchung und Keimblätterbildung zu sagen.

Eine so weite Ausdehnung der uns beschäftigenden Frage könnte vielleicht überflüssig erscheinen, zumal schon vor dreizehn Jahren Haeckel in überaus klarer und übersichtlicher Weise die Abhängigkeit der Furchung und Keimblätterbildung von der Menge des Nahrungsdotters geschildert hat. Später habe ich selbst an einem speciellen Beispiele zu zeigen versucht, wie die Furchung in erster Linie von der Menge, in zweiter von der Vertheilung des Nahrungsdotters beeinflusst wird; ich habe zugleich gezeigt, dass die Art der Furchung innerhalb eng begrenzter Thiergruppen trotz der durch die verschiedene Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters verursachten Modifikationen im Wesentlichen stets dieselbe bleibt. In neuerer Zeit hat namentlich Goette von seinem Sonderstandpunkte aus die Frage in Angriff genommen und es dürfte wohl kein Forscher, der sich mit der Untersuchung der ersten Entwicklungsvorgänge beschäftigt hat, über den wichtigen Einfluss des Nahrungsdotters im Unklaren geblieben sein.

Man hat aber dabei bisher, wie mir scheint, ein ungemein wichtiges Moment, wenn auch nicht geradezu übersehen, so doch wenigstens viel zu wenig beachtet; ich meine die wiederholte Erwerbung und den wiederholten Verlust des Nahrungsdotters während der Phylogenese.

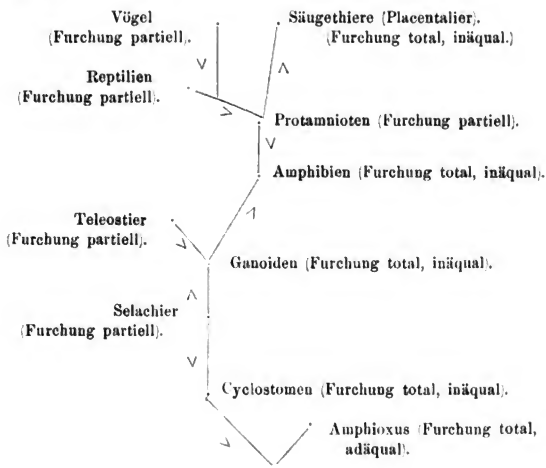
Man theilt gewöhnlich die Eier der Wirbelthiere in zwei große Gruppen und bezeichnet als holoblastische diejenigen des Amphioxus, der Cyclostomen, Ganoiden, Amphibien und placentalen Säugethiere, als meroblastische diejenigen der Selachier, Knochenfische, Reptilien, Vögel und Monotremen. Damit hat man aber zwei Gruppen geschaffen, deren Glieder in keiner Weise zusammengehören. Denn man ist durchaus nicht berechtigt, die Furchung und Keimblätterbildung der Amphiben ohne Weiteres mit der der placentalen

Säugethiere zu vergleichen und eben so wenig ist man berechtigt, die Furchung und Keimblätterbildung der Knochenfische mit den betreffenden Vorgängen der Reptilien und Vögel zu vergleichen. In Beziehung auf die Eier der placentalen Säugethiere hat schon HAECKEL die Wahrscheinlichkeit betont, dass diese aus meroblastischen Eiern hervorgegangen seien, eine Vermuthung, die durch die bekannte Entdeckung HAACKE's und CALDWELL's vollkommen gerechtfertigt erscheint. Da nun aber die meroblastischen Eier von Echidna und Ornithorhynchus selbst wieder aus holoblastischen hervorgegangen sein müssen, so würde man die Eier der placentalen Säugethiere als sekundär holoblastische bezeichnen müssen. Die Sache liegt aber, wie ich glaube, noch komplicirter.

Gehen wir einmal vergleichend-entwicklungsgeschichtlich vor. Die Eier des Amphioxus sind bekanntlich holoblastische Eier und erleiden in Folge ihres geringen Gehaltes an Nahrungsdotter eine Furchung, welche der — vielleicht nur im Schema existirenden — äqualen oder primordialen Furchung HAECKEL's sehr nahe kommt: HATSCHEK hat sie als »adäquale Furchung« bezeichnet. Auf dem Wege vom Amphioxus oder richtiger, von den gemeinsamen Vorfahren der Acranier und Cranioten zu den Cyclostomen nimmt die Menge des Nahrungsdotters erheblich zu, doch ist sie bei Petromyzon noch nicht so bedeutend, dass dadurch die Furchung zu einer partiellen würde. Auf dem ferneren Wege von den Cyclostomen zu den Selachiern steigt die Menge des Nahrungsdotters noch mehr an, so dass die Furchung nunmehr zu einer partiellen wird. Von den Selachiern zu den Ganioden schrumpft wieder der Nahrungsdotter zusammen, am meisten, so viel bekannt, bei Acipenser, am wenigsten bei Lepidosteus; die Furchung wird wieder zu einer totalen, freilich mit sehr ungleich großen Furchungskugeln. Nun trennen sich aber die Wege der höheren Wirbelthiere, indem sich von den Ganoiden nach der einen Seite die Knochenfische, nach der anderen die Dipnoer und weiter die Amphibien abzweigen. In der Richtung zu den Knochenfischen nimmt nun abermals die Menge des Nahrungsdotters zu und die Furchung wird wieder zu einer partiellen; nach der anderen Seite dagegen, in der Richtung gegen die Amphibien, schrumpft der Nahrungsdotter, der schon von den Selachiern zu den Ganoiden kleiner geworden war, noch weiter zusammen und die Differenz in der Größe der Furchungskugeln wird, wenn sie auch immer noch erheblich genug ist, noch geringer. So finden wir also bei den Amphibien Eier mit relativ kleinem Nahrungsdotter und totaler, aber

inäqualer Furchung. Auf dem Wege von den Amphibien zu den gemeinsamen Vorfahren der Amnioten haben sich die Verhältnisse noch weiter komplicirt; denn es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die Protamnioten Eier mit großem Nahrungsdotter und partieller Furchung besessen haben müssen. Es müssen also die Eier abermals Nahrungsdotter erworben haben. Diese Verhältnisse haben sich nun einerseits auf die Sauropsiden vererbt — ja es ist sogar wahrscheinlich, dass von den Reptilien zu den Vögeln der Nahrungsdotter noch gewachsen ist; andererseits wurden sie aber auch auf die Säugethiere übertragen; hier haben jedoch nur die am tiefsten stehenden Formen den Nahrungsdotter behalten, während ihn alle höheren mit der gleichzeitigen Ausbildung neuer günstiger Ernährungsbedingungen für die sich entwickelnden Eier wieder bis auf geringe Spuren verloren haben.

Wir können das Gesagte in folgendem Schema zum Ausdrucke bringen:



Man kann nun allerdings den Einwand erheben, dass die Thatsachen der vergleichenden Entwicklungsgeschichte nicht nothwendig in phylogenetischem Sinne gedeutet werden müssen, dass, mit anderen

Worten z. B. diejenigen Amphibien, welche den Protamnioten den Ursprung gegeben haben, nicht nothwendig wie die heute lebenden Amphibien relativ dotterarme Eier mit totaler Furchung besessen haben müssen, oder dass die Eier derjenigen Selachier, welche die Vorfahren der Ganoiden waren, nicht nothwendig wie die Eier der heute lebenden Selachier einen großen Nahrungsdotter und eine partielle Furchung gehabt haben müssen etc. Man kann diesen Einwand erheben, aber man kann ihn nicht beweisen. Andererseits aber spricht, wie gleich gezeigt werden soll, der ganze Verlauf der Gastrulation so sehr zu Gunsten der Ansicht, dass ontogenetische und phylogenetische Reihenfolge einander entsprechen, dass sie unmöglich von der Hand gewiesen werden kann.

Wenn nun aber diese Ansicht richtig ist, so sehen wir sofort, dass in den beiden Gruppen der meroblastischen und holoblastischen Eier Eier von sehr verschiedenem Werthe zusammengefasst worden sind. Wenn wir die Eier des Amphioxus und der Cyclostomen als primär dotterarme Eier mit totaler Furchung bezeichnen dürfen, so müssen wir die Eier der Ganoiden und der Amphibien als sekundär dotterarme und diejenigen der placentalen Säugethiere als tertiär dotterarme bezeichnen. Wenn wir ferner die Eier der Selachier — da sie in der Reihe die ersten sind, die eine partielle Furchung zeigen — primär dotterreiche nennen dürfen, so müssen wir diejenigen der Knochenfische, Sauropsiden und Monotremen sekundär dotterreiche und ihre Furchung eine sekundär partielle nennen; aber auch hier haben wir wieder die Eier der Knochenfische wohl von denen der Sauropsiden und Monotremen zu scheiden.

Die Eier haben ihre Stammesgeschichte wie die ausgebildeten Formen; die komplicirtesten sind die Eier der Säugethiere, da während ihrer Phylogenese zweimal ein Nahrungsdotter erworben wurde und zweimal wieder verloren ging.

Sowie aber einerseits die Menge des Nahrungsdotters einen entscheidenden Einfluss auf die Furchung und die gesammte weitere Entwicklung nimmt, so muss dasselbe andererseits auch von der verschiedenen Vertheilung des Nahrungsdotters gelten. Dieser Einfluss der verschiedenen Vertheilung macht sich besonders deutlich bei der Gastrulation bemerkbar und es wird sich daher empfehlen, die verschiedenen Formen, unter denen dieser Process in den einzelnen Wirbelthierklassen verläuft, schärfer ins Auge zu fassen.

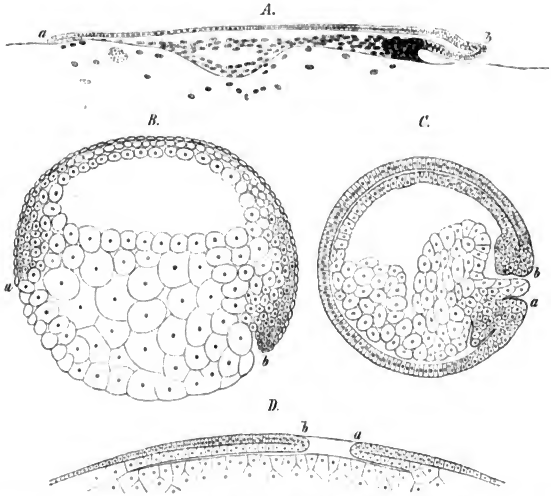
Am einfachsten, typischesten und reinsten läuft die Gastrulation

beim Amphioxus ab, indem sich durch polare Einstülpung einer einschichtigen Blastosphära eine Gastrula bildet, die in allen Charakteren mit einer »Archigastrula« im Sinne HAECKEL's übereinstimmt, nur dass sie bereits eine deutliche bilaterale Symmetrie zeigt (HATSCHEK). Komplicirter gestalten sich die Verhältnisse bei den Cyclostomen. Die relativ geringe Ausdehnung der Furchungshöhle bei gleichzeitiger Vermehrung und Vergrößerung der entodermalen Elemente muss nothwendig einen störenden oder modificirenden Einfluss auf die Gastrulation nehmen; immerhin findet aber auch hier, wie wir durch die älteren Untersuchungen M. SCHULTZE's und die neueren SCOTT's wissen, eine wahre Invagination der verhältnismäßig dickwandigen Blastula statt. Wichtig ist dabei, dass die Einsülpung nicht central in die Entodermzellenmasse hinein erfolgt, sondern excentrisch in der Weise, dass die meisten und dotterreichsten Entodermzellen an die ventrale Seite des Urdarmes zu liegen kommen. So kommt eine Gastrula zu Stande, die HAECKEL bekanntlich als »Amphigastrula« bezeichnet hat; wie die Gastrula des Amphioxus trägt auch sie bereits einen bilateralen Typus zur Schau.

Noch mehr müssen sich natürlich die Verhältnisse kompliciren, wenn, wie dies auf dem Wege von den Cyclostomen zu den Selachiern geschehen ist, der Nahrungsdotter so bedeutend anwächst, dass eine totale Durchfurchung nicht mehr möglich ist. Die aus der Furchung hervorgehende Blastula können wir uns wieder, wie beim Amphioxus und den Cyclostomen, aus zwei Hälften, einer ektodermalen und entodermalen, zusammengesetzt denken; aber die beiden Hälften sind von ungemein verschiedener Größe, indem die entodermale Hälfte außer den zelligen Elementen, die später zum inneren Keimblatte werden, auch noch den mächtigen Nahrungsdotter umfasst. An der Grenze zwischen beiden Hälften wird die Einstülpung erfolgen müssen; sie wird aber nicht im ganzen Umfange der Blastula, also längs der ganzen Grenze, gleichmäßig erfolgen — was einer rein polaren Einstülpung entsprechen würde — sondern wie bei den Cyclostomen excentrisch beginnen; und zwar wird sie an der Stelle auftreten, wo sie sich bei den Cyclostomen zuerst bemerkbar macht, also in der Mitte der hinteren Hälfte jener Grenze. Von hier setzt sich die Einstülpung allmählich nach den Seiten und nach vorn fort, wobei sie aber an Tiefe mehr und mehr abnimmt. Die größte Tiefe wird sie an der Stelle ihres ersten Auftretens, also hinten, erreichen. So wird sich also eine Gastrula ausbilden, welche auf dem Sagittalschnitte das in umstehender

Fig. 2 *A* nach einer Pristiurusgastrula gezeichnete Bild geben wird. Es stimmt dieses Bild ungefähr mit dem Bilde überein, das HAECKEL

Fig. 2.



A Gastrula von Pristiurus; *B* Gastrula von Acipenser nach SALENSKY; *C* Gastrula von Triton nach O. HERTWIG; *D* Schema einer Protamniotengastrula; *a* und *b* Urmundränder.

von einer »Discogastrula« entworfen hat; natürlich wird auch diese Gastrula die bilaterale Symmetrie deutlich erkennen lassen[1]. Es

[1] Die hier gegebene Darstellung der Gastrulation der Selachier stimmt mit der Darstellung, die kürzlich RÜCKERT in seiner Schrift: »Zur Keimblattbildung bei Selachiern. Ein Beitrag zur Lehre vom Parablast. München 1885« gegeben hat, nicht überein. RÜCKERT vergleicht die Keimscheibe der Haie mit den animalen Furchungsprodukten, den Nahrungsdotter nebst den »Merocyten« (Dotterzellen) mit den vegetativen Furchungsprodukten eines holoblastischen Eies. Wenn ich seine Auseinandersetzungen recht verstehe, so bezeichnet er die Keimscheibe als Morula. Die Zellen dieser Morula sollen nun »ausschließlich zur Ektoblastbildung« verwendet werden, während »das untere Keimblatt dadurch zu Stande kommt, dass zahlreiche, von den Merocyten ausgebildete Zellen sich vom Dotter ablösen und in den Binnenraum der Keimhöhle gelangen«. Diese Anfangs locker gefügten Zellen sollen sich nun »zu einer geschlossenen

braucht wohl kaum erwähnt zu werden, dass der **vordere** Rand einer solchen Selachiergastrula (Fig. 2 *A*, *a*) dem **ventralen**, der **hintere** (*A*, *b*) dem **dorsalen** Urmundrande der Amphioxusgastrula entspricht; wir brauchen uns ja nur den Nahrungsdotter weggenommen und die Gastrula zusammengebogen zu denken, um ein der Amphioxusgastrula ähnliches Bild zu bekommen.

Scheinbar einfacher verläuft die Gastrulation, wenn, wie bei den Ganoiden, die Menge des Nahrungsdotters wieder bedeutend abnimmt und wieder eine totale Durchfurchung des Eies möglich wird. Die nebenstehende Figur *B* zeigt uns, nach SALENSKY, die Gastrula eines Acipenser beim Beginn ihrer Bildung. Auch hier können wir wieder einen vorderen und hinteren Urmundrand (*a* und *b*) unterscheiden, von denen jener dem ventralen, dieser dem dorsalen Urmundrande des Amphioxus entspricht; aus dem weiten Blastoporus sehen wir den großen, aber vollständig durchfurchten Dotter hervorragen. Noch größer als bei den Knorpelganoiden ist der Nahrungsdotter bei den Knochenganoiden, welche in dieser Beziehung einen Übergang zu den Teleostiern zu bilden scheinen (Lepidosteus, BALFOUR).

Von den Ganoiden an aufwärts trennen sich die Wege der Wirbelthiere, indem sich von ihnen nach der einen Seite die Knochenfische, nach der anderen die Dipnoër und Amphibien ableiten. Mit der Zunahme des Nahrungsdotters bei den Knochenfischen ist auch die Gastrulation wieder modificirt worden. Wir können uns ganz wohl vorstellen, wie aus einer Amphigastrula eines Acipenser oder Lepidosteus bei abermaliger Vermehrung des Dotters und der

Lage aufreihen« und dadurch ein Keimblatt im eigentlichen Sinne des Wortes bilden. Diese »Aufreihung« erfolgt zunächst am Rande, vor Allem am Hinterrande und schreitet von hier nach den Seiten und nach vorn fort. Die aufgereihte Entoblastschicht löst sich sodann vom Dotter ab, so dass zwischen beiden eine Höhle, die Urdarmhöhle, entsteht. Eine Einstülpung soll nicht vorkommen; RÜCKERT spricht nur von einer »Pseudoinvagination«.

Ich habe mich bei obiger Darstellung an meine eigenen Präparate gehalten; diese scheinen mir keinen Zweifel an einer Invagination zuzulassen. m Übrigen will ich nicht darüber rechten, was man eine »Morula« zu nennen habe, und es auch für dies Mal unterlassen, von der Bedeutung der »Merocyten« zu sprechen. In wesentlich demselben Sinne hat sich in neuester Zeit auch KASTSCHENKO ausgesprochen. Er sagt: »Die Bildung des Entoblasts erfolgt in Folge der Invagination der äußeren Oberfläche der Keimscheibe, nicht durch die Auswanderung und Anhäufung der Dotterkerne, wie es SCHULTZ und RÜCKERT behaupten.« (KASTSCHENKO, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo. Anat. Anz. 1888. Nr. 16.)

dadurch bedingten Unmöglichkeit einer vollständigen Durchfurchung wieder eine Discogastrula ähnlich der der Selachier entstehen muss. Ich kann mich in der Auffassung der Gastrulation der Knochenfische im Allgemeinen den jüngsten Erörterungen ZIEGLER's anschließen. Andererseits wird bei weiterer Abnahme des Nahrungsdotters eine Gastrula entstehen müssen, wie sie O. HERTWIG von Triton beschrieben hat (Fig. 2 *C*). Der Blastoporus bildet hier eine verhältnismäßig kleine Öffnung, aus der ein Theil der Dotterzellen als sog. Dotterpfropf hervorsieht. Die Ähnlichkeit einer solchen Amphibiengastrula mit einer Ganoidengastrula ist nicht zu verkennen. Die Kleinheit des Blastoporus, die selbst nur die natürliche Folge der geringen Dottermenge ist, bringt es mit sich, dass wir nun nicht mehr einen vorderen und hinteren, sondern wieder, wie beim Amphioxus und den Cyclostomen, einen dorsalen und ventralen Urmundrand zu unterscheiden haben. Der dorsale Rand entspricht dem hinteren, der ventrale dem vorderen Urmundrande einer Selachiergastrula.

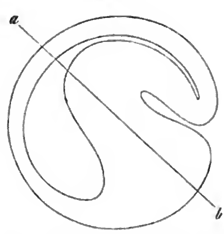
Bis hierher liegen die Verhältnisse relativ einfach. Mit dem abermaligen Anwachsen des Nahrungsdotters bei den Protamnioten bilden sich aber Verhältnisse aus, die auf den ersten Blick jede Ähnlichkeit mit den bisher beschriebenen Gastrulaformen vermissen lassen. Indessen scheint es mir, dass es nur einiger Überlegung bedarf, um auch hier die Homologien wieder zu erkennen. Halten wir uns zunächst das Bild der Amphibiengastrula vor Augen und fragen wir uns, wo beim abermaligen Auftreten eines Nahrungsdotters dieser wieder erscheinen werde. Es müsste gewiss mit ganz eigenthümlichen Dingen zugehen, wenn sich zunächst der Dotterpfropf vergrößerte und den Blastoporus aus einander drängte, um Verhältnisse zu schaffen, wie sie die Ganoiden zeigen, von denen wir dann bei weiterer Vermehrung des Dotters mit geringer Mühe das Bild einer Discogastrula ableiten könnten. Gegen die Annahme einer derartigen Größenzunahme des Nahrungsdotters spricht auch der Umstand, dass trotz vieler darauf gerichteter Aufmerksamkeit bisher in keinem Falle bei einem Amnioten eine Discogastrula ähnlich jener der Selachier oder Knochenfische hat nachgewiesen werden können.

Bei der Betrachtung der Amphibiengastrula sehen wir aber, dass der Dotterpfropf nur den kleinsten Theil des Nahrungsdotters umfasst, dass dagegen die Hauptmasse der Dotterzellen an der ventralen Wand des Urdarmes, als vor und ventralwärts vom

Blastoporus angesammelt ist. Es ist daher viel wahrscheinlicher, anzunehmen, dass der Nahrungsdotter bei den Protamnioten dort wieder aufgetreten sei, wo die Hauptmasse der Dotterzellen bei ihren Vorfahren aus der Amphibienreihe gelegen war, also vor und ventralwärts vom Blastoporus. Wir würden daher von der Gastrula eines Protamnioten ein Bild erhalten müssen, ähnlich dem, welches ich in der Fig. 2 *D* entworfen habe.

Verfolgen wir nun in Gedanken die Entwicklung eines solchen Keimes vom Beginn der Furchung an. Da der Nahrungsdotter, unserer Annahme gemäß, keine rein polare Lage hatte, sondern excentrisch angeordnet war, musste natürlich auch der animale Pol aus der Mitte des Bildungsdotters nach vorn verschoben sein. In Folge dessen wird auch die Furchung eine mehr oder weniger auffallende Excentricität gezeigt haben müssen. Aus der Furchung wird sich eine Keimscheibe gebildet haben, die flächenhaft auf dem Nahrungsdotter ausgebreitet war und die excentrische Anordnung der Furchungskugeln noch erkennen ließ. An einer Stelle der Keimscheibe, die dem Hinterrande näher gelegen war als dem Vorderrande, wird sich eine Einstülpung gebildet haben, die sich namentlich nach vorn erheblich vertiefte und zur Bildung des Urdarmes führte. Der Vorderrand der Einstülpungsöffnung wird, wie ein Vergleich der Figuren *C* und *D* zeigt, dem dorsalen, der Hinterrand dem ventralen Urmundrande der Amphibien entsprochen haben. Eine solche Gastrula wird einige Ähnlichkeit mit einer »Perigastrula«, wie sie sich etwa bei Astacus findet, gezeigt haben. Immerhin wird sie sich aber von einer solchen dadurch unterschieden haben, dass das Blastoderm nicht den ganzen Dotter einhüllte, sondern eine kleine Scheibe an dessen Oberfläche bildete. Andererseits tritt aber auch die Differenz gegenüber einer Discogastrula eines Selachiers (Fig. 2 *A*) oder Teleostiers scharf genug hervor; hier erfolgt die Einstülpung am Rande der Keimscheibe, dort hinter der Mitte der oberen Fläche. Ich will daher diese Form der Gastrula als Epigastrula bezeichnen.

Fig. 3.



Vielleicht wird die Ableitung einer solchen Epigastrula von der

Amphigastrula der Amphibien noch verständlicher werden, wenn wir von dem Bilde ausgehen, welches der Keim von Triton im Stadium der beginnenden Einstülpung zeigt (s. umstehende Fig. 3). Man denke sich einen solchen Keim durch die Schnittebene *a b* in zwei Hälften zerlegt und die linke untere Hälfte durch einen mächtigen Nahrungsdotter ersetzt, welchem die rechte obere Hälfte flächenhaft ausgebreitet aufliegt. Man wird nun erkennen, dass der animale Pol nicht der Mitte der Keimscheibe entsprechen kann, sondern weiter vorn gelegen sein muss, und dass ferner die Einstülpungsöffnung der hinteren Hälfte der Keimscheibe angehören muss.

Von dem hypothetischen Bilde einer solchen Protamniotengastrula lässt sich nun ohne Schwierigkeit das Bild ableiten, welches die Keimscheibe der Amnioten im Gastrulastadium darbietet. Dabei haben wir nur zwei Momente zu bedenken. Fürs Erste sehen wir im Laufe der Entwicklung der Wirbelthiere und Wirbellosen oft und oft den Fall eintreten, dass ein Organ, das ursprünglich in Form einer hohlen Einstülpung entstand, bei nahe verwandten Thieren als solide Wucherung auftritt. Ich brauche nur an die Bildung des Centralnervensystems der Knochenfische oder an die Entwicklung vieler Drüsen zu erinnern. So wird also auch an die Stelle einer hohlen Einstülpung des Urdarmes eine solide Wucherung des betreffenden Keimscheibenbezirkes treten können. Es werden sich aber auch beide Processe kombiniren können, so zwar, dass vom Grunde einer Einstülpung, die nicht mehr die ursprüngliche Tiefe erreicht, eine solide Wucherung ausgeht; auch dafür ließen sich zahlreiche Beispiele anführen.

Fürs Zweite haben wir uns vor Augen zu halten, dass sich die Zellen des Keimes mehr und mehr von den Bestandtheilen des Nahrungsdotters befreien können und dass die Funktion, Träger des Dotters zu sein, von einer verhältnismäßig geringen Zahl von Embryonalzellen übernommen werden kann. Wir wissen, dass, wenn die Menge des Deutoplasmas eine geringe ist, wie z. B. beim Amphioxus, alle Zellen des Keimes ungefähr im gleichen Grade damit erfüllt sind; nimmt die Menge zu, wie bei den Amphibien, so erscheinen vorwiegend die Entodermzellen als Träger des Deutoplasmas, und wenn, wie bei den Sauropsiden und wohl auch bei den Protamnioten, der Nahrungsdotter zu einer ungemein mächtigen Masse anwächst, so wird es dazu kommen können, dass nur ein Theil des Entoderms die Funktion beibehält, Deutoplasmaträger zu sein. Wir haben hierin eine Art Arbeitstheilung zu erblicken, welche, wie

ich glaube, das stetige Anwachsen des Nahrungsdotters mit sich bringen kann: die Zellen, welche den Dotter enthalten, haben so zu sagen auch die Pflicht, ihn zu verarbeiten und sie können daher nicht in derselben Weise wie ihre Genossen, Antheil an dem Aufbau des Embryo nehmen. Es wird sich also diejenige Schicht des Entoderms, die dem Dotter direkt aufliegt, in einen gewissen Gegensatz zu dem übrigen Entoderm stellen, ein Gegensatz, der in einer mehr oder weniger scharfen Scheidung des Entoderms in ein embryonales und ein Dotterentoderm zum Ausdrucke kommen muss.

Wenn wir von diesen Gesichtspunkten die Gastrulation der Amnioten betrachten, so erscheinen uns in der That die Vorgänge ziemlich leicht verständlich. Was zunächst die Reptilien betrifft, so bietet, wie wir aus den schönen Untersuchungen Kupffer's wissen, eine Oberflächenansicht einer Gastrula einer Eidechse oder Schildkröte ein sehr einfaches Bild. Man sieht hier im hinteren Bezirke der Keimscheibe, dem Hinterrande genähert, eine ziemlich tiefe, nach vorn und unten eindringende Grube, deren Eingangsöffnung, wie es scheint, in der Form variiren kann. Sagittalschnitte zeigen nun, wie aus den Untersuchungen Kupffer's sowohl, als auch Strahl's, Weldon's und Balfour's hervorgeht, dass vom Boden und den Wänden dieser Grube eine solide Zellwucherung ausgeht, die sich allmählich über den Dotter ausbreitet. Unter dieser Zellmasse, dem Dotter dicht aufliegend, findet sich nach Kupffer eine dünne Lage platter Zellen (Paraderm oder Dotterblatt), die wir nach dem oben Gesagten mit einem Theil der Dotterzellen der Amphibien zu vergleichen und also vom Entoderm abzuleiten haben.

Nicht viel komplicirter sind die Verhältnisse, die eine Vogelgastrula zeigt. Statt einer Grube sehen wir hier an der Oberfläche der hinteren Keimscheibenhälfte eine sagittale Rinne, die bekannte Primitivrinne, auftreten und von den Wänden und dem Boden dieser Rinne geht, wie Schnitte zeigen, wieder eine Wucherung aus, die sich, wie bei den Reptilien, über den Dotter ausbreitet. Auch hier findet sich wieder nach Kupffer über dem Dotter ein einschichtiges Paraderm, das, wie es scheint, in den ersten Stadien der Bildung des Primitivstreifens ziemlich scharf von den darüber liegenden Zellen getrennt ist.

Nach dem früher über das wiederholte Auftreten und Verschwinden des Nahrungsdotters Gesagten dürfen wir wohl erwarten, dass die tertiär holoblastischen Säugethierkeime auch in Beziehung auf die Gastrulation nicht unerhebliche Modifikationen aufweisen

werden. Wir stehen nun hier zunächst der interessanten Erscheinung gegenüber, dass die Zellen des Keimes sich schon ungemein frühzeitig in zwei Gruppen sondern, deren eine die Zellen des Dotterblattes, deren andere alle übrigen Zellen hervorgehen lässt. Ja, nach einer älteren Arbeit van Beneden's scheint es, dass diese Sonderung sich schon im Zweizellenstadium des Keimes vollzieht. So ist also bei den Säugethieren zwar der Dotter geschwunden, aber das Dotterblatt, das sie von den Protamnioten geerbt haben, ist erhalten geblieben. Diese Vorgänge, und damit auch manche andere, die Gastrulation der Amnioten begleitende Erscheinungen sind erst durch die neuesten Mittheilungen van Beneden's unserem Verständnisse näher gerückt worden.

So haben uns also unsere Betrachtungen wieder zu der, schon von so vielen Forschern ausgesprochenen Ansicht geführt, dass die Primitivrinne dem Urmund und der Primitivstreifen den verwachsenen Urmundrändern der Anamnier entsprechen. Während aber die meisten Forscher, und namentlich auch Rauber, der zuerst den Gedanken einer Homologie von Primitivrinne und Urmund aussprach, auch im Keimscheibenrand einen — allerdings außerembryonalen — Theil des Urmundes erblickten, muss ich diesen, sowie es auch von O. Hertwig geschehen ist, lediglich als »Umwachsungsrand« der Keimscheibe bezeichnen und jede Homologie desselben mit dem Urmund in Abrede stellen. Meine Auseinandersetzungen haben aber auch gezeigt, dass das vordere Ende der Primitivrinne, an welchem bei den Säugethieren der Hensen'sche Knoten gelegen ist, dem dorsalen, das hintere dem ventralen Blastoporusrande der Amphibien zu homologisiren ist. Es entsprechen also in der Wirbelthierreihe einander: erstens dorsaler Urmundrand des Amphioxus, der Cyclostomen und der Amphibien, hinterer Urmundrand der Selachier, Ganoiden und Knochenfische, Vorderende der Primitivrinne der Amnioten; zweitens ventraler Urmundrand des Amphioxus, der Cyclostomen und der Amphibien, vorderer Urmundrand der Selachier, Ganoiden und Knochenfische, Hinterende der Primitivrinne der Amnioten[1].

[1] Es ist wiederholt der Versuch gemacht worden, auch bei den Anamniern einen Primitivstreifen und eine Primitivrinne nachzuweisen. So sprechen Kowalevsky, Owsjannikoff und Wagner in ihrer Arbeit über »die Entwicklung der Störe« von einem Primitivstreifen und einer Primitivrinne bei Acipenser, ohne aber eine Verschmelzung der Keimblätter im Bereiche des Primitivstreifens zu behaupten. — Auch Kastschenko spricht in seiner neue-

Dass die hier entwickelte Auffassung von der Gastrulation der Amnioten richtig ist, geht aus zahlreichen Thatsachen hervor. Schon die Furchung zeigt bei den Amnioten bemerkenswerthe Differenzen gegenüber der Furchung der Anamnier. Während sie hier, wenigstens in den ersten Stadien, rein »central« verläuft[1], so dass die erste und eben so auch die zweite Furche die Mitte des animalen Poles durchschneiden, und auch nach dem Durchschneiden der ersten Äquatorialfurche die Furchungskugeln symmetrisch um die Eiachse vertheilt sind, zeigt sie, so weit bekannt, bei den Amnioten von allem Anfang an einen auffallend excentrischen Verlauf. So haben OELLACHER vom unbefruchteten, KÖLLIKER vom befruchteten Hühnerei mitgetheilt, »dass die Furchung immer asymmetrisch vor

---

sten, oben citirten Abhandlung von einer Primitivrinne und von Primitivwülsten bei Selachiern. Er fügt übrigens seiner Bemerkung, dass »die Primitivrinne der Selachier mit der Mesoblastbildung nichts zu thun hat«, die Worte bei: »Übrigens scheint das Gebilde, welches man bei Selachiern als Primitivrinne zu bezeichnen pflegt, mit der Primitivrinne der Amnioten nicht homolog zu sein; die letztere scheint vielmehr der Verbindungslinie beider Caudallappen zu entsprechen.« KASTSCHENKO's Primitivrinne ist meine »Rückenrinne«, seine Primitivwülste sind meine »Rückenwülste«. — Schon vor längerer Zeit hat JOHNSON (Quart. Journ. 1884) bei Triton einen Primitivstreifen und eine Primitivrinne beschrieben. Was JOHNSON Primitivrinne (»primitive groove«) nennt, ist indessen nichts Anderes als die »Rückenrinne« HERTWIG's (sillon médian oder sillon primitive BAMBEKE's). Sie soll sich über den größeren Theil der Rückenfläche erstrecken. In ihrem Bereiche sollen Ektoderm, Entoderm und Mesoderm verschmolzen sein; ganz vorn soll das Mesoderm bloß mit dem Entoderm in Verbindung stehen. JOHNSON tritt daher den Angaben SCOTT's und OSBORN's, O. HERTWIG's und BAMBEKE's entgegen. Die Abbildungen, die JOHNSON seiner Abhandlung beigiebt, sind nicht geeignet, das Vertrauen zu seinen Angaben zu erhöhen. — Ganz ähnliche Ansichten wie JOHNSON hat kürzlich O. SCHULTZE entwickelt. Indem ich mich einer Kritik seiner Angaben einstweilen, so lange mir nicht selbst Beobachtungen zu Gebote stehen, enthalte, bemerke ich nur, dass ich mich in der Beurtheilung der SCHULTZE'schen Präparate der Bemerkung VAN BENEDEN's (Verh. der anat. Gesellsch. 1888. pag. 152) nicht anschließen kann.

[1] Hinsichtlich der Furchung der Petromyzonten hat CALBERLA mitgetheilt, dass schon die ersten zwei Furchungskugeln von ungleicher Größe seien und sich im weiteren Verlaufe die kleinere stets rascher furche als die große und deren Abkömmlinge. Dies würde einer Excentricität der Furchung entsprechen. CALBERLA's Angabe ist aber, wie es scheint mit Recht, später von SCOTT und NUEL bestritten worden. Beide stimmen darin überein, dass die Furchung Anfangs eine gleichmäßige sei (CALBERLA, Zur Entwicklung des Medullarrohres und der Chorda dorsalis der Teleostier und Petromyzonten. Morph. Jahrbuch. Bd. III. pag. 246. — SCOTT, l. c, pag. 112—114. — NUEL, Quelques phases du développ. du Petromyzon Planeri. Arch. d. Biol. Bd. II. pag. 409).

sich geht, so dass ohne Ausnahme die eine Hälfte der Keimscheibe in der Zerklüftung der anderen voran ist und die Hauptmasse der Kugeln und eben so die kleineren Segmente und kleineren Kugeln der einen Hälfte der Keimscheibe angehören und der Mittelpunkt des Feldes mit Furchungskugeln excentrisch liegt«. Es ist ferner auch gewiss auffallend, dass die Eier der Säugethiere, obwohl sie nur eine sehr geringe Menge von Nahrungsdotter besitzen und in dieser Beziehung am meisten Ähnlichkeit mit den Eiern des Amphioxus zeigen, sich doch vom ersten Anfang an inäqual furchen. Es hat sich namentlich aus den Untersuchungen VAN BENEDEN's und JULIN's[1] über die erste Entwicklung der Fledermäuse ergeben, dass schon die erste Furche das Ei in zwei ungleich große Hälften theilt und dass diese Ungleichheit auch in den späteren Stadien erhalten bleibt.

Schon KÖLLIKER hat die excentrische Anordnung der Furchungskugeln und Furchungssegmente der Hühnerkeimscheibe mit dem excentrischen Auftreten des Primitivstreifens in Zusammenhang gebracht und die Vermuthung ausgesprochen, »dass der schneller sich furchende Theil zum späteren hinteren Theile des Blastoderma sich gestaltet, in dem die ersten Spuren des Embryo entstehen«. Wenn ich nun auch die excentrische Lage des Primitivstreifens mit KÖLLIKER in Zusammenhang bringen möchte mit dem excentrischen Ablauf der Furchung, so scheint es mir doch aus den oben angeführten Gründen wahrscheinlicher, dass der schneller sich furchende Theil der Keimscheibe deren vorderer Hälfte entspricht, innerhalb welcher später die Medullarplatten zur ersten Anlage kommen. Dafür spricht auch der Umstand, dass sowohl bei den Vögeln als bei den Säugethieren zur Zeit, wenn der Primitivstreifen auftritt, das Ektoderm der vorderen Keimscheibenhälfte aus zahlreicheren, kleineren und höheren Elementen besteht als das der hinteren Hälfte.

Noch nachdrücklicher als die Art der Furchung sprechen andere Thatsachen zu Gunsten meiner Auffassung der Gastrulation der Wirbelthiere und speciell der Amnioten. Es sind dies namentlich folgende Thatsachen: 1) die Bildung des Mesoderms; 2) die Entstehung des Canalis neurentericus und 3) die Bildung des Blutes.

[1] E. VAN BENEDEN und CH. JULIN, Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les Cheiroptères. Arch. de Biol. Bd. I.

Von der Bildung des Mesoderms soll später die Rede sein. Was die Entstehung des Canalis neurentericus betrifft, so ist es vor Allem wichtig, die Stelle des Embryo oder der Keimscheibe genau ins Auge zu fassen, an der dieser Kanal zur Entwicklung kommt. Nun sehen wir, dass dieser Kanal, der sich bekanntlich schon beim Amphioxus findet und daher als uraltes Erbstück aller Wirbelthiere zu betrachten ist, bei den Selachiern am hinteren Rande der Keimscheibe, bei den Amphibien an dor dorsalen Blastoporuslippe und bei den Amnioten am Vorderende der Primitivrinne zur Ausbildung kommt. Es sind dies aber, wie früher aus einander gesetzt wurde, korrespondirende Keimbezirke. Dabei ist es gleichgültig, ob bei den Amnioten dieser Kanal früher oder später zum Durchbruche kommt. Bei der Gans tritt er nach GASSER erst im Stadium mit 14 Urwirbeln auf und ist am besten bei Embryonen mit 17—23 Urwirbeln entwickelt. Beim Huhn kommt er, wie es scheint, überhaupt nicht mehr zum Durchbruche. Es ist dies indessen, wie gesagt, ziemlich gleichgültig, eben so gleichgültig, wie etwa, zu welcher Zeit eine solide Drüsenanlage sich aushöhlt; wichtig ist dabei nur, dass sich eine solche überhaupt aushöhlt, wenn anders die Drüse noch funktioniren soll. Falls aber die Drüse rudimentär geworden ist und überhaupt nicht mehr in Funktion tritt, kann es auch bei der soliden Drüsenanlage sein Bewenden haben und die Ausbildung eines Lumens ganz entfallen. Dasselbe kann auch für den Canalis neurentericus gelten. Wir wissen nicht, ob er bei den Vorfahren der Wirbelthiere jemals eine funktionelle Bedeutung hatte oder ob er nur als embryonale Anpassungserscheinung anzusehen sei, die eine Beziehung auf fertige Zustände nicht zulässt[1]. Wichtig aber ist der Kanal in morphologischer Hinsicht, weil er uns homologe Keimbezirke anzeigt und desshalb betrachte ich sein Auftreten am

---

[1] Vor längerer Zeit hat KOWALEVSKY den Versuch gemacht, den Canalis neurentericus in phylogenetischem Sinne zu deuten (»Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus« etc. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XIII. 1877). Er sagt: »Die sonderbare Bildung des Nervensystems bei den Embryonen vieler Wirbelthiere (Amphioxus, Amphibien, Störe, Plagiostomen), bei denen Darm- und Nervenrohr ein zusammenhängendes Rohr darstellen, lässt uns vermuthen, dass vielleicht solche Thierformen existirten oder auch existiren, welche ein dem Nervenrohr der Wirbelthiere homologes Rohr besitzen, obgleich dasselbe eine andere Funktion erfüllt, dass es z. B. ein Theil des Darmkanales sei« etc. Ich glaube nicht, dass diese Ansicht Vertreter gefunden hat.

Vorderende des Primitivstreifens als einen Beweis für die Richtigkeit meiner Ansicht.

Einen weiteren Beweis erblicke ich in der Bildung der ersten Blutinseln. Wie unlängst RÜCKERT mitgetheilt hat und ich bestätigen kann[1], treten bei den Selachiern die ersten Blutinseln im vorderen Bezirke der Keimscheibe, in geringer Entfernung vom Rand, auf; sie bilden rundliche, scharf begrenzte Zellmassen, die zur Zeit ihrer Entstehung etwas unter der Dotteroberfläche gelegen sind. Bei den Amphibien erscheinen sie in der vor und ventralwärts vom Blastoporus gelegenen Dotterzellenmasse[2] und bei den Amnioten machen sie sich zuerst, wie ich oben vom Huhn mitgetheilt habe, in dem hinter dem Primitivstreifen gelegenen Keimscheibenbezirke bemerkbar. Das sind aber wieder Stellen, welche nach den oben gegebenen Auseinandersetzungen einander entsprechen müssen. Wollte man annehmen, dass die Gastrula der Amnioten eine Discogastrula sei, so würde man der Thatsache, dass die Blutinseln hier im hinteren, bei den Selachiern dagegen im vorderen Bezirke der Keimscheibe entstehen, ganz rathlos gegenüberstehen.

Endlich habe ich auch die Bildung des Mesoderms als einen Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung angeführt. Die Beziehungen des Mesoderms zum Primitistreifen haben schon RAUBER, BALFOUR, DUVAL, KUPFFER, HEAPE, HERTWIG, und in jüngster Zeit namentlich VAN BENEDEN veranlasst, die Primitivrinne als Urmundrest und den Primitivstreifen als verwachsene Urmundränder aufzufassen. Ich glaube indessen, dass auch hinsichtlich der Mesodermbildung die Homologien noch weiter verfolgt werden können, als dies bisher geschehen ist.

Am einfachsten gestalten sich wieder die Verhältnisse beim Amphioxus. Hier bilden sich an der dorsalen Wand des Urdarmes, rechts und links von der Medianlinie zwei Falten, die von HATSCHEK sogenannten »Mesodermfalten«, welche von vorn nach hinten an Höhe abnehmen und schließlich flach im Entoderm auslaufen. Indessen dürfte es wohl gestattet sein, uns die beiden, vorn zu Falten erhobenen Mesodermstreifen nach hinten an den Seiten des Urmundes

[1] Ich bestätige RÜCKERT's Angaben ausdrücklich nur in Beziehung auf den Ort des ersten Auftretens der Blutinseln, nicht in Beziehung auf ihre Abstammung.

[2] GÖTTE sagt: Ich »kann alle meine Beobachtungen gar nicht anders deuten, als dass die Blutzellen bloß in der Dotterzellmasse entstehen« (Entw. der Unke. pag. 500).

bis zu den an der ventralen Urmundlippe gelegenen großen Entodermzellen, den »Polzellen des Mesoderms«, fortgesetzt zu denken. Wir hätten dann an den Mesodermstreifen jederseits zwei Abschnitte zu unterscheiden: einen vorderen, aus der dorsalen Wand des Urdarmes, und einen hinteren, aus dem Entoderm des Urmundrandes stammenden. Beide Abschnitte gehen ohne Unterbrechung in einander über. Den vorderen Abschnitt will ich als gastrales, den hinteren als peristomales Mesoderm bezeichnen. In beiden Abschnitten geht das Mesoderm aus dem Entoderm hervor.

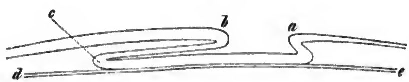
Auf diesen ungemein einfachen Bildungsmodus können die Vorgänge bei den Cranioten ohne Schwierigkeit bezogen werden. Wie beim Amphioxus müssen wir auch bei den Selachiern ein gastrales, von der dorsalen Wand des Urdarmes entstehendes, und ein peristomales Mesoderm unterscheiden. Das peristomale Mesoderm bietet aber, wie nach den Eigenthümlichkeiten der Gastrulation nicht anders zu erwarten ist, einige Besonderheiten dar. In Folge der durch den mächtigen Nahrungsdotter hervorgerufenen Erweiterung des Urmundes kann sich nämlich die Ursprungslinie des peristomalen Mesoderms nicht mehr wie beim Amphioxus in direkter Verlängerung der Ursprungslinie des gastralen Mesoderms nach hinten fortsetzen, sondern sie wird, dem Urmundrande folgend, seitlich abgelenkt werden. Daraus resultiren die eigenthümlichen Bilder, welche Querschnitte durch die hintere Keimscheibenhälfte im Stadium der Mesodermbildung geben, indem wir hier an jeder Querschnitthälfte das Mesoderm an zwei Stellen mit dem Entoderm im Zusammenhang sehen: einmal neben der Chordaplatte und dann am Keimscheibenrande. Wie beim Amphioxus gehen aber auch bei den Selachiern beide Abschnitte des Mesoderms aus dem Entoderm hervor.

Eben so einfach wie bei den Selachiern stellen sich die Verhältnisse bei den Amphibien. Wie die grundlegenden Untersuchungen O. Hertwig's gezeigt haben, müssen wir auch hier zwei Abschnitte des Mesoderms unterscheiden, von denen der vordere durch Einfaltung des Entoderms neben der Chordaplatte, der hintere durch Einfaltung der entodermalen Lamelle des Umschlagsrandes entsteht. Jener entspricht also dem gastralen, dieser dem peristomalen Mesoderm der Selachier und des Amphioxus. Die geringe Ausdehnung des Urmundes bringt es mit sich, dass die Ursprungslinien beider Abschnitte ähnlich wie beim Amphioxus wieder in gerader Richtung in einander übergehen.

Scheinbar komplicirter gestaltet sich die Mesodermbildung bei

den Amnioten. Es war im beschreibenden Theile wiederholt von den Beziehungen des Mesoderms zum Kopffortsatze des Primitivstreifens und zum Primitivstreifen selbst die Rede. Diese Beziehungen werden uns alsbald verständlich, wenn wir uns an das erinnern, was oben von der Gastrulation der Amnioten gesagt wurde. Wir müssen also bei der Beurtheilung der Mesodermbildung wieder von dem Bilde ausgehen, das eine Amniotengastrula darbietet. Wir wollen nun zum leichteren Verständnisse annehmen, es würde der Urdarm nicht als eine fast durchaus solide Zellwucherung entstehen die nur an der Oberfläche eine relativ seichte Grube (Reptilien) oder sagittale Rinne (Vögel und Säugethiere) zeigt, sondern vielmehr in seiner ganzen Ausdehnung als hohle Einstülpung zur Ausbildung kommen. Auf einem medianen Sagittalschnitte würde sodann eine Amniotengastrula ungefähr folgendes Bild geben:

Fig. 4.



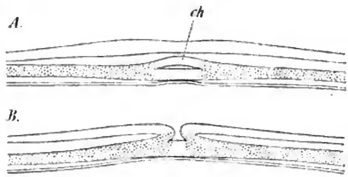
Die Strecke *a—b* würde dem Gastrulamund oder, mit Rücksicht auf die Amnioten, der Primitivrinne entsprechen; das von *b—c* vordringende Entodermsäckchen würde den Kopffortsatz vorstellen und die dünne über den Dotter ausgebreitete Schicht *de* würde das in der oben angegebenen Weise vom Entoderm abgeleitete Paraderm Kupffer's oder den Lecithophor van Beneden's repräsentiren. Es bleibt dabei im Grunde genommen ziemlich einerlei, ob und in welcher Ausdehnung etwa diese Schicht mit dem Boden des Entodermsäckchens in Zusammenhang steht. Regelmäßig tritt, wenn nicht schon früher ein solcher Zusammenhang besteht, in späterer Zeit eine Verbindung zwischen Paraderm und eigentlichem oder embryonalem Entoderm ein, so dass dann Gastralhöhle und Dotterhöhle einen einheitlichen Hohlraum bilden. Diese Auffassung entspricht in allen wesentlichen Punkten den Erörterungen, die van Beneden an seine Beobachtungen über die Keimblätterbildung der Säugethiere geknüpft hat[1].

---

[1] Die hier gegebene Darstellung weicht von der in Würzburg gegebenen nur in so fern etwas ab, als ich in Folge der Mittheilungen van Beneden's

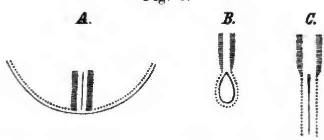
Die Beziehungen des Mesoderms zum Urdarm würden an Querschnitten durch den Kopffortsatz (Fig. 5 *A*) und die Primitivrinne (Fig. 5 *B*) sehr deutlich zum Ausdrucke kommen. Die beiden Figuren entsprechen in jeder Hinsicht den thatsächlichen Verhältnissen, abgesehen davon, dass im Kopffortsatz ein spaltförmiges Lumen, wie ein solches etwas später bei den Säugethieren als »Chordakanal« auftritt, dargestellt ist und dass die Primitivrinne tiefer gezeichnet ist als sie in Wirklichkeit erscheint. Ferner besteht bei den Vögeln in den von mir untersuchten Stadien bereits eine Verbindung des Kopffortsatzes mit dem Dotterblatt oder Paraderm, die sich wahrscheinlich bald nach dem Auftreten des Primitivstreifens ausgebildet haben dürfte. Jedenfalls ist dieselbe, wie ich gezeigt habe, beim Beginn der Bildung des Kopffortsatzes schon vollzogen. Die dorsale Hälfte des Kopffortsatzes würde die eigentliche Chordaplatte vorstellen (*ch*).

Fig. 5.



Aus den beiden Figuren können wir ohne Weiteres entnehmen, dass das Mesoderm des Kopffortsatzes dem gastralen, das des Pri-

Fig. 6.



▮ Ursprungslinie des gastralen Mesoderms; ... Ursprungslinie des peristomalen Mesoderms: *A* Selachier; *B* Amphibien; *C* Amnioten.

mitivstreifens dem peristomalen Mesoderm der Anamnier entspricht. Die Beziehungen zum Urdarm und Urmund sind genau dieselben

---

den Begriff des Paraderms oder Lecithophors präciser gefasst habe, als es früher geschehen war.

wie bei den Amphibien oder Selachiern oder endlich beim Amphioxus, und wie hier nehmen auch bei den Amnioten beide Theile des Mesoderms aus dem Entoderm ihren Ursprung. In ähnlicher Weise wie bei den Amphibien gehen auch bei den Amnioten gastrales und peristomales Mesoderm kontinuirlich in einander über und wir können uns daher umstehendes Schema von den Beziehungen dieser beiden Theile zu einander entwerfen.

Es würde mich zu weit führen, wenn ich im Einzelnen zeigen wollte, wie sehr die hier vertretene Auffassung mit den Beobachtungen anderer Autoren, und namentlich KUPFFER's übereinstimmt. Wenn ich auch nicht im Stande bin, mich den Ansichten des letztgenannten Forschers über die Gastrulation der meroblastischen Eier der Wirbelthiere anzuschließen, so muss ich doch hervorheben, dass unsere Kenntnisse über die erste Entwicklung durch seine Untersuchungen eine sehr wesentliche Förderung erfahren haben und dass die thatsächlichen Ergebnisse dieser Untersuchungen ohne irgend welche Schwierigkeit mit den hier mitgetheilten Schlussfolgerungen in Einklang gebracht werden können.

Eben so wenig glaube ich im Einzelnen ausführen zu sollen, in wie vielfacher Hinsicht meine Auffassung der Mesodermbildung mit derjenigen O. HERTWIG's übereinstimmt. Wie in vielen mehr oder weniger wichtigen Details stimme ich auch darin mit dem genannten Forscher überein, dass »das Einwachsen des Mesoblasts als ein Einfaltungsprocess epithelialer Lamellen zu deuten« sei. Der Einwand, der dagegen erhoben werden könnte, dass nämlich das Mesoderm der meisten Wirbelthiere als eine solide, scheinbar nicht aus zwei Epithelblättern bestehende Zellenmasse angelegt werde, ist von HERTWIG in treffender Weise zurückgewiesen worden. Damit dürfte auch der Abspaltungslehre der Boden entzogen sein; und wenn HIS meint, »die wirklich exakte, nicht auf bloße Scheineindrücke hinarbeitende Forschung lasse die ältere Abspaltungslehre immer noch in ihrem vollen Rechte bestehen«, so frage ich, auf wessen Seite »die auf bloße Scheineindrücke hinarbeitende Forschung« zu suchen sei.

Es erübrigt nur noch einen Vorgang kurz in Betracht zu ziehen, der für die Gesammtauffassung des Mesoderms von der größten Wichtigkeit ist. HATSCHEK hat gezeigt, dass beim Amphioxus die Ursegmente durch eine quere Abgliederung der Mesodermfalten entstehen und dass stets ein Ursegment hinter dem anderen zur Ausbildung kommt. Die Bildung der Ursegmente vollzieht sich also

hier lediglich am gastralen Mesoderm, während das peristomale unsegmentirt bleibt. Dasselbe ist, wie ich gegen RÜCKERT hervorgehoben habe, auch bei den Selachiern der Fall; aber auch die Amphibien lassen, wie O. HERTWIG gezeigt hat, eine Segmentirung nur im Bereiche des gastralen Mesoderms erkennen. Das peristomale Mesoderm stellt eine Art indifferenter Bildungszone dar, die, so lange überhaupt ein Blastoporus vorhanden ist, keine Segmentirung erfährt. Dasselbe gilt endlich auch für das Mesoderm der Amnioten; auch hier treten die Urwirbel, wie alle verlässlichen Beobachtungen zeigen und wie ich gegen HIS betont habe, ausnahmslos vor dem Primitivstreifen, also im Bereiche des gastralen Mesoderms, auf, während das Mesoderm des Primitivstreifens selbst, so lange dieser existirt, unsegmentirt bleibt.

Die Metamerie des Wirbelthierkörpers nimmt also ihren Ausgang stets vom gastralen, nie vom peristomalen Mesoderm.

Ein anderes Moment von eben so allgemeiner Gültigkeit liegt in der Reihenfolge des Auftretens der Urwirbel. Gerade so wie beim Amphioxus stets Ursegment hinter Ursegment auftritt und nie eine Umkehrung dieser Entwicklungsfolge Platz greift, sieht man auch bei den Cranioten stets Urwirbel hinter Urwirbel auftreten. Ich habe mich davon durch meine eigenen Untersuchungen aufs bestimmteste überzeugt und werde darüber noch in meiner Arbeit über die Entwicklung des Wirbelthierkopfes genau berichten. Die gegentheiligen Angaben lassen sich meiner Ansicht nach auf eine Täuschung zurückführen, die dadurch hervorgerufen werden kann, dass der erste und älteste Urwirbel, der mit einigen der nächstfolgenden an dem Aufbau des Kopfes Theil nimmt und später als diskretes Segment verloren geht, bei keinem Cranioten vorn abgeschlossen ist, sondern stets kontinuirlich in das ungegliederte Mesoderm des Vorderkopfes übergeht. Dieser erste Urwirbel tritt ausnahmslos unmittelbar hinter jener Stelle auf, an der sich das Gehörbläschen bildet.

Ich gehe nun zu einer anderen, eben so wichtigen als schwierigen Frage über, zur Frage nach der Homologie des Mesoderms der Bilaterien. Es ist diese Frage vor mehreren Jahren von den Gebrüdern HERTWIG in Angriff genommen worden[1]. Sie

[1] OSC. und RICH. HERTWIG, Die Cölomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XV. 1882.

sind dabei zu dem Schlusse gekommen, »dass man unter dem Worte ‚mittleres Keimblatt' bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst hat und dass es jetzt nothwendig ist, an Stelle des alten unbestimmten zwei neue schärfere Begriffe einzuführen«. Die beiden Bildungen, die man nach ihrer Ansicht streng aus einander zu halten habe, werden als »Mesoblast« und »Mesenchym« bezeichnet und folgendermaßen definirt: »Parietaler und visceraler Mesoblast oder die beiden mittleren Keimblätter entstehen durch Ausstülpung oder Einfaltung des Entoblasts, dessen Rest nun als sekundärer Entoblast vom primären unterschieden werden kann. Sie begrenzen einen neugebildeten Hohlraum, das Enterocoel, welches als abgeschnürtes Divertikel des Urdarmes zu betrachten ist. Wie die zweiblättrigen Thiere von der Gasträa, so sind die vierblättrigen von einer Cölomform ableitbar.

»Embryonale Zellen, welche einzeln aus dem epithelialen Verbande ausscheiden, halten wir für etwas von den Keimblättern Verschiedenes und legen ihnen den besonderen Namen der Mesenchymkeime oder Urzellen des Mesenchyms bei. Sie können sich sowohl bei zweiblätterigen als auch bei vierblätterigen Thieren entwickeln. Sie dienen dazu, zwischen den epithelialen Begrenzungslamellen ein mit zerstreuten Zellen versehenes Sekret- oder Bindegewebe zu erzeugen, dessen Zellen indessen gleich den epithelialen Elementen die mannigfachsten Differenzirungen eingehen können. So entstehen aus ihnen die zahlreichen Formen der Bindesubstanz, Muskelfaserzellen, Nervengewebe, Blutgefäße und Blut. Das Sekretgewebe im einfachen oder im differenzirten Zustande mit allen seinen Derivaten bezeichnen wir als Mesenchym.«

Die Bezeichnungen »Ektoderm, Entoderm und Mesoderm« reserviren die Gebrüder HERTWIG für die Hauptschichten der ausgebildeten Thiere. Unter dem »Mesoderm« begreifen sie also »die Summe aller Gewebe und Organe, welche zwischen die beiden Begrenzungsschichten eingeschoben sind, mögen sie aus Mesenchymkeimen oder aus dem Mesoblast oder direkt aus einem der primären Keimblätter ihren Ursprung nehmen« (pag. 122).

Nach Maßgabe der Art, in welcher sich die mittlere Körperschicht anlegt, werden die Bilaterien in zwei große Hauptabtheilungen gebracht, die Pseudocoelier und die Enterocoelier. Zu den ersteren gehören die Mollusken und ein Theil der Würmer (Bryozoen, Rotatorien, Plattwürmer); zu den letzteren die übrigen Würmer (Nematoden, Chaetognathen, Brachiopoden, Anneliden und

Gephyreen), die Enteropneusten, wahrscheinlich die Tunicaten, ferner die Echinodermen, Arthropoden und Vertebraten. Die Enterocoelier besitzen eine echte, von Epithel ausgekleidete, ursprünglich paarige und mit dem Darm kommunicirende Leibeshöhle, die Pseudocoelier oder Schizocoelier dagegen entweder keine oder eine durch ein Lückensystem repräsentirte oder endlich durch eine Konfluenz zahlreicher Spalträume entstandene Leibeshöhle.

Bevor ich auf diese, mit eben so viel Scharfsinn als Sachkenntnis durchgeführte Theorie genauer eingehe, ist es nothwendig, die einzelnen Gruppen der Bilaterien in Beziehung auf ihre Mesodermbildung vorzunehmen. Dabei werde ich das Wort »Mesoderm« nicht in dem von den Gebrüdern Hertwig gebrauchten Sinne, sondern in seiner ursprünglichen Bedeutung, also gleichbedeutend mit der Bezeichnung »mittleres Keimblatt«, gebrauchen.

Die Echinodermen und Enteropneusten sollen in der folgenden Betrachtung bei Seite gelassen werden. Was die Echinodermen betrifft, so liegen allerdings sowohl mit Rücksicht auf die Organisation der Larven als auch hinsichtlich der ersten Entstehung des Mesoderms Beobachtungen vor, welche ihre Stammesverwandtschaft mit den Bilaterien darzuthun scheinen. So hat schon vor längerer Zeit Selenka eine bilaterale Anordnung der ersten Mesodermzellen bei den Echiniden nachgewiesen[1]; sodann hat Hatschek mitgetheilt, »dass bei Toxopneustes lividus das Mesoderm auf zwei in der Medianebene einander berührende Zellen am Entodermpole der Blastula, die unter Theilungsvorgängen in die Furchungshöhle rücken, zurückzuführen ist«[2]. Diese Beobachtung wurde bald darauf von Selenka für Sphaerechinus granularis, Echinus microtuberculatus und Ophioglypha lacertosa bestätigt; derselbe Forscher hat die beiden großen Mesodermzellen endlich auch bei Synapta digitata gefunden, wo sie nur relativ später auftreten als bei den Echiniden und Ophiuriden[3]. Auch Semon hat neuerdings[4] betont,

---

[1] Emil Selenka, Keimblätter und Organanlage der Echiniden. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXXIII. 1880.

[2] B. Hatschek, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten des zool. Instituts zu Wien. Bd. III. pag. 30. 1880.

[3] Emil Selenka, Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. II. Heft: Die Keimblätter der Echinodermen. Wiesbaden 1883.

[4] Rich. Semon, Die Entwicklung der Synapta digitata und die Stammesgeschichte der Echinodermen. Jenaische Zeitschr. für Naturwissensch. Bd. XXII. N. F. Bd. XV. 1888.

dass »nicht daran zu zweifeln« sei, dass die Echinodermen von bilateralen Geschöpfen abstammen, deren Grundform wahrscheinlich durch sitzende Lebensweise zu einer radiären abgeändert wurde. Indessen liegen in der Bildung der Vasoperitonealblase oder des »Vasocölomsackes« (SELENKA), sowie in dessen Zerfall in die Peritonealblasen (Cölomsäcke) und den Wassergefäßapparat, endlich in einer großen Menge anderer Eigenthümlichkeiten so merkwürdige Verhältnisse vor, dass es mir sehr gewagt scheint, die Echinodermen unter die übrigen Bilaterien einzureihen. Es bleibt immerhin zu bedenken, ob nicht vielleicht die Echinodermen selbständig und unabhängig von den übrigen Bilaterien sich von radiären Grundformen abgezweigt und zu bilateralen Formen entwickelt haben. Sollten sie aber dennoch mit den Bilaterien gleichen Ursprunges sein, so müssten sie sich schon ungemein frühzeitig, schon vor jenem Stadium, welches während der Ontogenese durch die Bildung der Vasoperitonealblase rekapitulirt wird, von dem gemeinsamen Stamm abgezweigt haben. In diesem Falle würde die Annahme einer Homologie ihres Mesoderms — aber selbstverständlich nur desjenigen Mesoderms, das aus den beiden großen Zellen hervorgeht — mit dem Mesoderm der Bilaterien zu rechtfertigen sein.

Eben so fraglich scheint mir die Stellung der Enteropneusten (Balanoglossus) zu sein. Wenn man sie zu den Würmern stellt, so geschieht dies wohl nur desshalb, weil man sie sonst nirgends unterzubringen weiß und weil man von Alters her in diese Klasse alle verwaisten Geschöpfe aufzunehmen pflegt.

Indem ich mich nun zu den zweifellosen Bilaterien wende, muss ich bemerken, dass über die Mesodermbildung vieler wichtiger Gruppen bisher entweder gar keine oder sehr widerspruchsvolle Angaben vorliegen. So theilt beispielsweise GÖTTE[1] hinsichtlich der Turbellarien mit, dass bei Stylochopsis pilidium n. sp. kein Mesoderm zur Sonderung komme, obwohl schon die Gastrula eine bilaterale Symmetrie zeige. Im Gegensatze hierzu stehen die zwar sehr eigenthümlichen, aber sehr bestimmten Angaben SELENKA's über die Bildung der Keimblätter bei den Seeplanarien[2]. Es sollen hier die vier, aus der zweiten Theilung hervorgegangenen Furchungskugeln oder

---

[1] AL. GÖTTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Heft. Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig 1882.

[2] E. SELENKA, Zur Entwicklungsgesch. der Seeplanarien. Leipzig 1881.

Dotterzellen zunächst gegen den aboralen Pol vier »Urektodermzellen« liefern, sodann vier »Urmesodermzellen« und schließlich gegen den vegetativen Pol oder die orale Seite vier »Urentodermzellen«. Die vier Dotterzellen selbst sollen später, nachdem eine von ihnen sich nochmals getheilt hat, ihre Kerne verlieren und zum Nahrungsdotter werden. Später soll jede Urmesodermzelle durch fortgesetzte Theilung einen Mesodermstreifen liefern. Es wären also hier vier Mesodermstreifen vorhanden. Ähnlich lauten die Angaben A. LANG'S[1] über die Mesodermbildung von Discocelis tigrina. Auch nach ihm theilen sich die vier ersten Furchungskugeln durch eine Äquatorialfurche in acht Zellen, von denen die vier kleineren wieder als »Urektodermzellen«, die vier größeren als »Urentodermzellen« bezeichnet werden. »Aus den vier Urentodermzellen sprossen vier oder zweimal vier radiär angeordnete Urmesodermzellen hervor« und erstere werden dadurch zu »Urenterodermzellen«. Diese selbst theilen sich in solche, welche zum Aufbau des Darmes verwendet werden und andere, die vom Embryo oder der Larve als »Nahrungsdotter« aufgebraucht werden. Die bilaterale Symmetrie soll dadurch zum Ausdrucke kommen, dass eine der großen Enterodermzellen sich in zwei Hälften theilt, die sich mit den anderen drei mittleren Enterodermzellen so anordnen, dass je zwei derselben seitlich und eine unpaare nach vorn und oben zu liegen kommt.

Etwas besser scheinen unsere Kenntnisse hinsichtlich der Mesodermbildung der Rotatorien zu stehen. ZACHARIAS[2] giebt an, dass bei Philodina roseola sich am Ende der Furchung von der großen, durch ihr rothes Pigment leicht kenntlichen Entodermzelle zwei kleinere, hochroth gefärbte Zellen abtrennen, von denen es weiter heißt: »Ich stehe nicht an, diese rothen Zellen als die Anlage eines mittleren Keimblattes zu deuten, aus dem die Ovarien, die Muskeln, die Exkretionsgefäße und die keulenförmigen Organe (im Fuß) hervorgehen« (pag. 242). So gern ich dieser Angabe Glauben schenken möchte, muss ich doch bemerken, dass mir eine Beobachtung über das Schicksal der beiden Zellen lieber wäre als eine »Deutung«. Etwas anders lauten die Angaben TESSIN'S[3] über die Entwicklung

[1] ARNOLD LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Leipzig 1884. Aus »Fauna und Flora des Golfes von Neapel«.

[2] OTTO ZACHARIAS, Über Fortpflanzung und Entwicklung von Rotifer vulgaris. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLI. 1885.

[3] G. TESSIN, Über Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.

von Eosphora digitata. Hier geht aus der Furchung, die schon frühzeitig eine bilaterale Symmetrie erkennen lässt, eine solide Blastula (Sterroblastula Götte) und aus dieser durch Umwachsung eine solide Gastrula (Sterrogastrula Götte) hervor. Schon an der Blastula machen sich drei, später sechs dunkle Zellen bemerkbar, welche nach Ausbildung der Gastrula am Vorderrande des Prostoma gelegen sind. Diese sechs Zellen werden alsbald in die Tiefe gedrängt und kommen zwischen Ektoderm und Entoderm zu liegen; dabei theilen sie sich. Sie bilden die Anlage des Mesoderms, das also »ektodermalen Ursprungs zu sein scheint«. Dieser scheinbar ektodermale Ursprung soll sich aus einer »sekundären Abänderung« des bei anderen Bilaterien beobachteten Entwicklungsmodus erklären lassen. Während ich mich mit diesen Erörterungen noch nothdürftig zurechtfinden könnte, kommt aber bei der Mesodermbildung von Eosphora noch ein zweiter Punkt in Betracht, auf welchen Tessin selbst mit Recht die Aufmerksamkeit lenkt. Die ersten Mesodermzellen liegen hier nämlich am Vorderrande des Gastrulamundes, nicht am Hinterrande, wie bei den übrigen Bilaterien. Tessin beruft sich, um ein Analogon zu haben, auf Reichenbach's Beobachtungen am Flusskrebs. Indessen muss doch im Auge behalten werden, dass beim Flusskrebs ein mächtiger Nahrungsdotter vorhanden ist und dass ein solcher einen störenden Einfluss auf die primitiven Lagebeziehungen des Mesoderms auszuüben im Stande ist.

Tessin hält es übrigens nicht für unmöglich, dass sich »auf späteren Entwicklungsstadien vom Entoderm noch mesodermale Elemente absondern«. Von den beiden, von Zacharias beschriebenen Zellen schreibt er, er sei »vollkommen überzeugt«, dass dieselben durchaus identisch mit den Zellen seien, die auch er als Mesodermzellen angesprochen habe. Er bestreitet nur ihren entodermalen Ursprung und meint, Zacharias habe Vorn und Hinten verwechselt.

Aus dem Gesagten dürfte wohl hervorgehen, dass unsere Kenntnisse in Beziehung auf die Mesodermbildung der Rotatorien noch sehr im Argen liegen.

Besser steht es hinsichtlich der Nematoden und damit beginnt zugleich die lange Reihe derjenigen Arbeiten, die mir für das Verständnis der Mesodermbildung der Wirbellosen von Wichtigkeit zu sein scheinen. Auf die Angaben Bütschli's über die Mesodermbildung von Cucullanus elegans glaube ich nicht eingehen zu sollen, da Götte, der die Nematodenentwicklung später untersuchte, die

Überzeugung ausspricht, dass Bütschli die Anlage des Nervensystems für die Mesodermanlage gehalten habe. Von größter Wichtigkeit sind dagegen die Beobachtungen Götte's über die Entwicklung der Rhabditis nigrovenosa[1]. Über die Bildung des Mesoderms sagt Götte: »Es ist bei Rhabditis die Abstammung des Mesoderms vom Entoderm und zwar vom caudalen Ende desselben besonders deutlich zu verfolgen. Das Hinausdrängen der beiden Mesoblasten (Urzellen des Mesoderms) aus der Tiefe bis über den Entodermrand hinaus geschieht so schnell und präcis, dass mir eine Verwechslung mit anderen gleichzeitigen Zellenverschiebungen unmöglich erscheint, während andererseits beim Übersehen gerade dieses einen Momentes der Ursprung der beiden bereits inmitten des Prostoma liegenden Zellen nicht leicht erkannt werden kann.« Götte erwähnt noch, dass er einmal statt des Paares einen einzigen großen Mesoblasten gesehen habe, hebt aber ausdrücklich die paarige Anlage des Mesoderms als die Regel hervor. Später gehen aus den beiden Urzellen des Mesoderms zwei ventral verlaufende Mesodermstreifen hervor.

Eben so bestimmt lauten die Angaben Hatschek's über die Mesodermbildung der Bryozoen[2]. Hatschek theilt mit, dass sich bei Pedicellina schon sehr frühzeitig rechts und links neben dem Hinterende des schlitzförmigen Gastrulamundes zwei große, stark vorspringende Zellen bemerkbar machen, die Anfangs noch »vom Ektoderm unbedeckt sind und ihre Abstammung vom Entoderm ihrer Form und histologischen Beschaffenheit nach nicht verkennen lassen«. Diese beiden Zellen bilden die Anlage des mittleren Keimblattes. Sie rücken alsbald in die Tiefe und liefern später durch fortgesetzte Theilung die beiden Mesodermstreifen. Noch durch geraume Zeit bleiben am Hinterende jedes Streifens die beiden Urzellen durch ihre Größe und sonstigen Charaktere leicht kenntlich.

In ganz eigenartiger Weise vollzieht sich bekanntlich die Mesodermbildung bei den Chaetognathen. Nachdem zuerst Kowalevsky[3] einen eigenthümlichen Faltungsprocess des Entoderms der

---

[1] Al. Götte, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Heft. Leipzig 1882.

[2] B. Hatschek, Embryonalentwicklung und Knospung von Pedicellina echinata. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXIX. 1877.

[3] A. Kowalevsky, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.

Gastrula von Sagitta, der zur Bildung des Mesoderms führt, beschrieben hatte, wurde diese Beobachtung zwei Jahre später von BÜTSCHLI[1] aufs vollste bestätigt. Einige Jahre darauf hat O. HERTWIG[2] die Entwicklung von Sagitta aufs Neue untersucht und die Angaben seiner Vorgänger bestätigen und in einigen wichtigen Punkten erweitern können. Nach den übereinstimmenden Angaben aller dieser Autoren bilden sich zunächst an der aboralen und ventralen Wand des Urdarmes zwei Entodermfalten, die in die Urdarmhöhle hinein vorwachsen und, indem sie schließlich mit der oralen und dorsalen Wand verwachsen, eine vollständige Scheidung des ursprünglich einheitlichen Raumes in drei Räume bewirken. Der mittlere dieser Räume wird zur Darmhöhle, die beiden seitlichen zur Leibeshöhle; die beiden Epithellamellen, welche die Leibeshöhle gegen den Darm und das Ektoderm bekleiden, werden zum visceralen und parietalen Blatte des Mesoderms. Die Leibeshöhle ist also hier ein direktes Derivat der Urdarmhöhle und die Gebrüder HERTWIG erblicken daher in der Sagitta das Prototyp eines Enterocoeliers. Bei der in der Geschichte der Embryologie geradezu einzig dastehenden Übereinstimmung der Angaben der verschiedenen Autoren — die wohl darin den Grund hat, dass kein schlechter Untersucher über Sagitta gekommen ist — kann wohl kein Zweifel an der Richtigkeit derselben aufkommen.

In ganz ähnlicher Weise verläuft nach KOWALEVSKY[3] auch die Bildung des Mesoderms bei einem Theil der Brachiopoden (Argiope Neapolitana). Diese Beobachtung wurde später von SHIPLEY[4] bestätigt; seine lakonischen Worte lauten: »The blastosphere becomes slightly flattened at one pole and here an invagination takes place. The invaginated layer forms three cavities, namely in the centre the mesenteron, and two lateral cavities, which form the future body-cavity.«

[1] O. BÜTSCHLI, Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXIII. 1873.

[2] OSKAR HERTWIG, Die Chaetognathen. Ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. Bd. XIV. Jena 1880.

[3] KOWALEVSKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Brachiopoden. Nachrichten der kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntnis, der Anthropologie und Ethnographie. Bd. XIV. Moskau 1874. (Russisch.) Nur im Referat HOYER's nach den vorläufigen Mittheilungen benutzt in SCHWALBE's Jahresbericht. Bd. II.

[4] ARTH. E. SHIPLEY, On the structure and development of Argiope. Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. IV. 1883.

Ich reihe hier die zahlreichen Beobachtungen an, welche über die Mesodermbildung der Anneliden vorliegen, wobei ich chronologisch vorgehen werde. Die ersten bestimmten Angaben stammen von KOWALEVSKY[1] und beziehen sich auf Euaxes und Lumbricus. Wenn man die Zeichnungen, die KOWALEVSKY seiner Beschreibung der Euaxesentwicklung beigegeben hat, betrachtet, so kann man wohl kaum darüber im Zweifel bleiben, dass das Mesoderm hier wie bei so vielen anderen Formen aus zwei Zellen seinen Ursprung nimmt; diese Zellen sind durch besondere Größe ausgezeichnet und noch lange Zeit am Hinterende der beiden Mesodermstreifen leicht kenntlich. Indessen leitet KOWALEVSKY das Mesoderm nicht ausschließlich von diesen zwei Zellen ab, sondern lässt an dessen Bildung auch noch einige Zellen Theil nehmen, die ich für Ektodermzellen halten möchte. Bei Lumbricus ist es nach KOWALEVSKY jederseits nur eine Zelle, und zwar die dritte Entodermzelle, vom Hinterende des Gastrulamundes an gerechnet, welche zur Mesodermzelle wird. Indem sie aus der Reihe ihrer Genossen rückt und sodann durch Theilung zahlreiche kleinere Tochterzellen liefert, führt sie zur Bildung je eines Mesodermstreifens.

Diese Angaben KOWALEVSKY's sind, wie gesagt, die ersten bestimmten Angaben über Mesodermbildung der Anneliden, wie über die Entwicklung der Anneliden überhaupt, und man wird wohl bei aller Verehrung für KOWALEVSKY nicht fehl gehen, wenn man sie nicht bis auf den letzten Buchstaben für richtig hält.

Mehrere Jahre später folgten HATSCHEK's »Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden«[2]. Dieselben beziehen sich auf Criodrilus und Polygordius. Über die Mesodermbildung von Criodrilus theilt HATSCHEK mit, dass er in einem Stadium, welches der Gastrulation vorausgeht, zwei Zellen beobachtet habe, welche sich durch ihre eigenthümliche Lagerung von den übrigen Zellen unterschieden. Während nämlich diese noch »in einfacher Schicht um die Furchungshöhle gelagert« waren, lagen diese »zwei Zellen nach innen zu, von der Oberfläche ausgeschlossen«. In diesen Zellen vermuthet HATSCHEK die erste Mesodermanlage; ihre Abkunft konnte nicht festgestellt werden. »Nach Ablauf eines Processes, der zwischen Einstülpung und Umwachsung die Mitte hält«, sieht man am Hinterende

[1] KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.

[2] B. HATSCHEK, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. I. Wien 1878.

zwischen Ektoderm und Entoderm zwei Zellen, die zweifellos dem Mesoderm den Ursprung geben und wohl auch mit den erwähnten Zellen früherer Stadien identisch sein dürften. Diese beiden Zellen bauen nun, indem sie nach vorn zu kleinere Zellen produciren, jederseits einen Mesodermstreifen auf, an dessen Hinterende sie, wie ich mich selbst an HATSCHEK's Präparaten überzeugt habe, noch in späten Stadien deutlich sichtbar sind. Bei Polygordius konnte die Entstehung des Mesoderms nicht beobachtet werden, da die jüngsten untersuchten Larven schon einen kurzen Mesodermstreifen hatten. Jedoch ist es von Wichtigkeit, dass HATSCHEK auch hier am Hinterende jedes Mesodermstreifens eine durch ihre Größe und ihren Körnchenreichthum ausgezeichnete Zelle auffinden konnte.

Ungefähr gleichzeitig erschien KLEINENBERG's Abhandlung über die Entwicklung von Lumbricus trapezoides[1]. Er konnte ebenfalls die beiden großen Mesodermzellen nachweisen, ist jedoch der Ansicht, dass das Mesoderm auch noch vom Ektoderm aus entstehe. Damit stellt er sich in Gegensatz zu KOWALEVSKY und HATSCHEK.

Zwei Jahre später theilte HATSCHEK[2] die Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Entwicklung von Echiurus mit. Das jüngste, zur Beobachtung gelangte Stadium war eine Trochophora. Über das Mesoderm dieser Larve schreibt HATSCHEK: »Im Rumpfe finden wir die sehr kurzen Mesodermstreifen, dem Ektoderm anliegend. Sie beginnen mit den zwei großen ovalen Polzellen, die dicht vor dem After, einander in der Medianlinie berührend, liegen. Sie zeigen jene eigenthümliche Furchungskugel- oder Eizellenähnliche Beschaffenheit, wodurch sie sich von den weiter differenzirten Zellen der übrigen Körpertheile unterscheiden, — ganz so, wie wir sie bei den anderen Anneliden (Lumbricus, Criodrilus, Polygordius), Mollusken (Unio, Planorbis, Teredo) und Bryozoen (Pedicellina) kennen gelernt haben. An diese Polzellen schließen sich nach vorn zu, jederseits erst in einfacher Reihe, nur ganz vorn zweireihig, die wenigen Zellen, welche die Mesodermstreifen zusammensetzen. Sie zeigen eine ähnliche indifferente Beschaffenheit.«

Nun folgen die Untersuchungen GÖTTE's[3] über die Entwicklung

---

[1] N. KLEINENBERG, Sullo sviluppo de Lumbricus trapezoides. Napoli 1878.

[2] B. HATSCHEK, Über Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae. Arbeiten aus dem zoolog. Inst. zu Wien. Bd. III. Wien 1880.

[3] A. GÖTTE, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. I. Heft. Leipzig 1882.

der Chaetopoden. Nach GÖTTE ist das Mesoderm von Nereis Dumerilii schon im Stadium von neun Zellen gesondert; es theilt sich nämlich die größte der vier Entodermzellen des Achtzellenstadiums in zwei ungleich große Zellen, von denen die größere Entodermzelle bleibt, die andere den »Mesoblasten« vorstellt. Dieser theilt sich später während der Schließung des Prostoma in zwei Zellen, »welche symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene zwischen Ektoderm und Entoderm und zwar in der Nähe des Hinterendes der Prostomiallinie liegen«. Diese beiden Urzellen des Mesoderms liefern das gesammte Mesoderm, indem sie sich fortgesetzt theilen und zunächst die beiden Mesodermstreifen erzeugen. Ferner fand GÖTTE bei Spirorbis nautiloides ein Stadium, in welchem ebenfalls, wie Anfangs bei Nereis, ein großer »Mesoblast« zwischen Ektoderm und Entoderm gelegen war; daraus dürfte wohl hervorgehen, dass hier die Mesodermbildung in derselben Weise abläuft wie bei Nereis.

Ich lasse nun HATSCHEK's Darstellung der Mesodermentwicklung von Sipunculus nudus[1] folgen, obwohl HATSCHEK in überzeugender Weise dargethan hat, dass die Sipunculiden zu den Echiuriden in keiner näheren Verwandtschaft stehen und überhaupt höchst wahrscheinlich nicht von einer gegliederten Stammform abzuleiten sind[2]. Bei Sipunculus ist die bilaterale Symmetrie schon am Ende der Furchung deutlich ausgesprochen und die Elemente der Keimblätter sind zu dieser Zeit schon gesondert. Von den sieben Zellen des Entodermfeldes ist eine, die hinterste, durch besondere Größe ausgezeichnet; die Medianebene schneidet sie gerade in der Mitte. Während der Abflachung und Einstülpung des Entodermfeldes theilt sich diese Zelle in zwei gleiche, symmetrisch rechts und links von der Medianebene gelegene Hälften, welche die beiden Urzellen des Mesoderms vorstellen. Vor Schließung des Gastrulamundes rücken sie aus der Reihe der übrigen Zellen in die Tiefe. Sie liefern durch fortgesetzte Theilung die Mesodermstreifen, an deren Hinterende sie als »Polzellen« noch lange durch ihre Größe leicht kenntlich sind.

Bald nach der Veröffentlichung dieser Arbeit erschienen DRASCHE's[3] »Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten«, in denen er

---

[1] B. HATSCHEK, Über Entwicklung von Sipunculus nudus. Arbeiten aus dem zoolog. Institut zu Wien. Bd. V. Wien 1883.

[2] HATSCKEK ist der Ansicht, dass die Echiuriden eine Unterordnung der Chaetopoden bilden und die Klasse der Gephyreen aufzulösen sei.

[3] R. v. DRASCHE, Beiträge zur Entwicklung der Polychaeten. I. Heft Wien 1884.

an der Trochophora von Pomatoceros triqueter am Hinterende der Mesodermstreifen die Polzellen beschrieb.

Endlich sind noch die wichtigen Untersuchungen HATSCHEK's[1] über die Entwicklung von Eupomatus uncinatus Philippi (Serpula uncinata) hervorzuheben, die nicht bloß mit Rücksicht auf die Bildung des Mesoderms, sondern auch mit Rücksicht auf die Entwicklung der Anneliden überhaupt von größter Bedeutung sind. Bei Eupomatus sind schon im Stadium von sechzehn Zellen Ektoderm und primäres Entoderm (d. h. Entoderm + Mesoderm) gesondert. Später, nachdem sich die Zellen durch Theilung weiter vermehrt haben, sondern sich vom primären Entoderm zwei durch ihre Größe und Form kenntliche Zellen, welche die »Urzellen des Mesoderms« bilden. Diese sind schon im Stadium der Blastula vorhanden und haben wieder die typische Lage am Hinterende des Entodermfeldes. Sie liefern, nachdem sie in die Tiefe gerückt sind, die beiden Mesodermstreifen, an deren Hinterende sie als »Polzellen« noch lange kenntlich bleiben.

Einige andere Abhandlungen über Annelidenentwicklung sollen noch am Ende der Litteraturübersicht Berücksichtigung finden.

In sehr eigenthümlicher Weise scheint die Mesodermbildung bei Peripatus zu verlaufen. Nach einem von BALFOUR[2] abgebildeten Querschnitt eines Embryo von sechs Segmenten scheint das Mesoderm hier in Form von paarigen Ausstülpungen der Urmundlippen zu entstehen. Es würde dann die Leibeshöhle in ähnlicher Weise wie bei Sagitta und Argiope direkt von der Urdarmhöhle abzuleiten sein. Da jedoch BALFOUR nur wenige und schlecht konservirte Embryonen zur Verfügung standen und auch der Embryo, welcher die erwähnte Bildung zeigte, schon weit über das erste Stadium der Mesodermbildung hinaus war, wird man gut thun, genauere Beobachtungen abzuwarten. Die spätere Publikation SEDGWICK's[3] giebt darüber keinen Aufschluss. Ganz abweichend von denen BALFOUR's sind die Angaben KENNEL's[4] über die Entwicklung von Peripatus.

[1] B. HATSCHEK, Entwicklung der Trochophora von Eupomatus uncinatus Philippi (Serpula uncinata). Arbeiten aus dem zoologischen Institut zu Wien. Bd. VI. Wien 1885.

[2] F. M. BALFOUR, The anatomy and development of Peripatus capensis. Quart. Journ. of micr. science. 1883.

[3] A. SEDGWICK, The development of Peripatus capensis. Quart. Journ. of micr. science. 1885.

[4] J. KENNEL, Arbeiten aus dem zool. zootom Institute zu Würzburg. Bd. VII.

Sie lassen indess vielmehr den Wunsch nach abermaligen, von umfassenderen Gesichtspunkten aus unternommenen Untersuchungen rege werden, als dass sie einen befriedigenden Abschluss brächten.

Von besonderer Wichtigkeit sind die über die Mesodermbildung der Crustaceen vorliegenden Angaben. Es kommen hier vor Allem die trefflichen Arbeiten GROBBEN's in Betracht. Bei Cetochilus septentrionalis[1] macht sich die erste Ungleichheit in der Größe der einzelnen Elemente im Stadium von 32 Zellen bemerkbar. Die weitere Furchung, die von GROBBEN mit der größten Genauigkeit verfolgt wurde, führt dazu, dass sich an der ventralen Seite des bilateral-symmetrischen Keimes ein verhältnismäßig kleines Entodermzellenfeld bildet, an dessen Rand zwei Zellen liegen, die, wie die spätere Entwicklung lehrt, als die beiden Urzellen des Mesoderms aufzufassen sind. Es ist nun, wie wir später sehen werden, von dem größten theoretischen Interesse, dass diese beiden Zellen, noch bevor sie in die Tiefe rücken, sich in je zwei Zellen theilen, so dass also schon im Stadium der Blastula vier Mesodermzellen vorhanden sind. GROBBEN erörtert dann die Frage, ob nicht vielleicht allen vier Zellen der Name von »Urzellen des Mesoderms« beigelegt werden solle und kommt durch die Beobachtung späterer Stadien, auf die hier nicht eingegangen werden kann, zum Schlusse, dass man mit diesem Namen nur die beiden medianen der vier Zellen bezeichnen dürfe. GROBBEN erwähnt ferner, dass er an dem Ei einer anderen, nicht näher bestimmten Copepodenart zwei große symmetrisch gelegene Zellen unter der Keimhaut gesehen habe, die man als Urzellen des Mesoderms aufzufassen habe. Hier hatten sich also diese Zellen, bevor sie in die Tiefe rückten, noch nicht getheilt.

GROBBEN hält es ferner nach seinen Beobachtungen an einem Sacculina- und einem Balanus-Nauplius für sehr wahrscheinlich, dass auch hier das Mesoderm aus zwei Zellen hervorgehe. In beiden Fällen findet sich nämlich rechts und links von der Medianebene ein kurzer Mesodermstreifen, der hinten mit einer großen Polzelle abschließt.

Eine dem Wesen nach geringfügige, für die Auffassung des ganzen Processes aber sehr wichtige Modifikation zeigt die Meso-

---

[1] C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte von Cetochilus septentrionalis Goodsir. Arbeiten des zoologischen Instituts zu Wien. Bd. III. 1881.

dermbildung bei Moina rectirostris[1]. Die Furchung ist superficial; in einem verhältnismäßig frühen Stadium macht sich an der vegetativen Keimseite eine große Zelle bemerkbar, die später durch wiederholt fortgesetzte Theilung das gesammte Entoderm liefert; unmittelbar hinter ihr liegt eine durch ihre grobkörnige Beschaffenheit auffallende Zelle, die später die Geschlechtsorgane liefert und daher von GROBBEN als Genitalzelle bezeichnet wird. Zu dieser Zeit ist das Mesoderm noch nicht zur Sonderung gekommen. Erst später, wenn die Genitalzelle durch zweimalige Theilung vier Zellen geliefert hat und die Zahl der Entodermzellen durch wiederholte Theilung der erwähnten primitiven Entodermzelle auf 32 gestiegen ist, sieht man im Bogen um die vier Genitalzellen zwölf Zellen, die sich durch ihre weitere Entwicklung als Mesodermzellen erweisen. Der Keim zeigt zu dieser Zeit längst eine bilaterale Symmetrie und es entfallen also auf jede Hälfte sechs Mesodermzellen. Der Keim befindet sich noch im Stadium der Blastula. Erst jetzt rücken die Mesodermzellen in die Tiefe und darauf folgt die Einstülpung des Entoderms.

Demnach finden sich also bei der von GROBBEN nicht näher bestimmten Copepodenart zwei Mesodermzellen in der Blastula, bei Cetochilus vier und bei Moina zwölf[2]. Wenn man nun die Abbildungen der einander korrespondirenden Stadien mit einander vergleicht, so überzeugt man sich, dass auch die Zahl der Zellen der anderen Keimblätter bei den drei Arten in demselben Verhältnisse zunimmt wie die Zahl der Mesodermzellen.

Von großem Interesse ist auch die Mesodermbildung der Dekapoden. Hier verdient vor Allem hervorgehoben zu werden, dass es nach einer Mittheilung W. K. BROOKS'[3] sehr wahrscheinlich ist, dass selbst bei einem langschwänzigen Dekapoden, bei Leucifer, das Mesoderm nur aus zwei Zellen den Ursprung nimmt. BROOKS sagt: »When the egg is divided into about seventy two spherules one side becomes flattened, and the two spherules, which occupy the centre

---

[1] C. GROBBEN, Die Entwicklungsgeschichte der Moina rectirostris. Zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Phyllopoden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. II. 1879.

[2] GROBBEN zählt die Genitalzellen zum Mesoderm; sie sind aber in der Zahl 12 nicht inbegriffen.

[3] W. K. BROOKS, The embryology and metamorphosis of the Sergestidae. Zoologischer Anzeiger. III. Jahrgang. 1880. Nr. 69.

of the flattened area are pushed into the segmentation cavity, where they probably give rise to the mesoderm.«

Bei der Mehrzahl der Dekapoden sind es aber nicht mehr zwei, sondern zahlreiche Zellen, welche dem Mesoderm den Ursprung geben. Ich stelle hier die neueste Publikation REICHENBACH's über die Entwicklung des Flusskrebses[1] allen anderen Arbeiten voran. In dem jüngsten, von REICHENBACH untersuchten Stadium war nebst anderen Eigenthümlichkeiten an der Oberfläche des Keimes eine besonders charakterisirte, einschichtige, rundliche Zellplatte bemerkbar, die REICHENBACH wegen ihres späteren Schicksales als »Entodermscheibe« bezeichnet. Vor derselben findet sich eine Zone von Zellen, die »nicht mehr ganz einschichtig« ist und die Ursprungsstelle des Mesoderms darstellt. REICHENBACH giebt an, dass im Bereiche dieser Zone Entoderm und Mesoderm nicht scharf von einander abgegrenzt werden können. »Urzellen des Mesoderms« kommen, so weit die Zweizahl in Betracht kommt, allem Anscheine nach beim Flusskrebs nicht vor. Indessen bemerkt REICHENBACH, dass er »mehrfach Mesodermelemente von großen Dimensionen und annähernd symmetrischer Lagerung am vorderen Urmundrande gefunden« habe. — Die erwähnte »Entodermscheibe« wird später in die Tiefe versenkt, ein Process, der als Gastrulation aufzufassen ist. Dabei macht die Bildung des Mesoderms weitere Fortschritte. Auch noch in späteren Stadien (*B*, *C* und *D* nach REICHENBACH) findet man am vorderen Urmundrande einzelne, durch besondere Größe ausgezeichnete Mesodermzellen, ja, einmal erwähnt REICHENBACH geradezu zwei solcher Zellen, von denen er aber wieder — und, wie ich glaube, mit vollem Rechte — dahingestellt sein lässt, ob sie den Urzellen zu vergleichen sind. Wenn man den großen Zellenreichthum des Keimes des Flusskrebses in sehr jungen Stadien in Betracht zieht, so kann es durchaus nicht auffallend erscheinen, dass das Mesoderm nicht mehr, wie bei zellenarmen Blastulae, in Form von zwei Zellen erscheint. Es ist eben nicht bloß die Zahl der Zellen des Ektoderms und Entoderms, sondern auch jene des Mesoderms eine erheblich größere geworden, als etwa bei den Anneliden- oder Gastropodenkeimen. Auffallend ist bei der Mesodermbildung des Flusskrebses nur

[1] HEINRICH REICHENBACH, Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XXIX. Ferner: Studien zur Entwicklungsgeschichte des Flusskrebses. Abhandl. der SENCKENBERG'schen naturf. Gesellschaft. Frankfurt a. M. 1886. Bd. XIV. I. Heft. Ich habe mich an diese zweite Arbeit gehalten.

ein einziger Umstand: die Entstehung vom vorderen Urmundrande. Ich werde darauf später nochmals zurückkommen.

In späteren Stadien (vom Stadium *D* REICHENBACH's an) lässt das Mesoderm zweierlei Elemente erkennen, die als primäre und sekundäre Mesodermzellen bezeichnet werden. Primäre nennt REICHENBACH diejenigen, welche in der geschilderten Weise vom vorderen Urmundrande entstehen. Von ihnen sind die sekundären sowohl mit Rücksicht auf ihre Genese, wie auf ihre histologischen Eigenthümlichkeiten wohl zu unterscheiden. Ihre histologischen Charaktere werden folgendermaßen geschildert: »Sie sind von geringeren Dimensionen (als die primären Mesodermzellen), kugeliger Gestalt, von eigenthümlichem schaumigem Aussehen, welches durch Reichthum an Vacuolen verursacht erscheint. In ihnen befinden sich immer mehrere stark tingirbare, rundliche Körperchen.« REICHENBACH deutet diese Elemente als mehrkernige Zellen. Sie mischen sich unter die übrigen Mesodermzellen, verbreiten sich in alle Regionen des Körpers und verlieren später die erwähnten histologischen Eigenthümlichkeiten, so dass sie sich von den übrigen Mesodermzellen nicht mehr unterscheiden lassen. Hinsichtlich der Genese der sekundären Mesodermzellen kommt REICHENBACH zu folgendem Ergebnisse: »Sie nehmen ihren Ursprung innerhalb derjenigen Entodermzellen, welche die ventrale Wand des Urdarmsäckchens zusammensetzen, durch eine näher zu erforschende Art endogener Zellbildung, bei welcher die in der Mehrzahl in den Elementen des Entoderms vorhandenen Kerne eine wichtige Rolle zu spielen scheinen.« REICHENBACH vermuthet, »dass die sekundären Mesodermzellen die Blutzellen liefern werden«.

Gegen diese Untersuchungen REICHENBACH's treten alle älteren in den Hintergrund. Ich erwähne nur, dass schon BOBRETZKY[1] von Astacus, HAECKEL[2] von Peneus und P. MAYER[3] von Eupagurus einen ähnlichen Bildungsmodus des Mesoderms beschrieben haben. Ferner soll bei Palaemon nach BOBRETZKY das Mesoderm vom Entoderm

---

[1] N. BOBRETZKY, Abhandlung über die Entwicklung von Astacus und Palaemon. Kiew 1873. (Russisch.) Referat von HOYER in HOFMANN-SCHWALBE's Jahresbericht. Bd. II. 1875 (Litteratur 1873).

[2] E. HAECKEL, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. IX. 1875.

[3] PAUL MAYER, Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. XI. 1877.

abstammen und bei Oniscus soll es nach demselben Forscher[1] aus einer gemeinsamen Anlage mit dem Entoderm hervorgehen.

Hinsichtlich der Mesodermbildung der Insekten hebe ich die Arbeiten KOWALEVSKY's[2] und HEIDER's[3] hervor. Ich folge der Darstellung HEIDER's, die in allen wichtigen, hier in Betracht kommenden Punkten mit der KOWALEVSKY's übereinstimmt; sie bezieht sich auf die Entwicklung von Hydrophilus piceus. Ich werde auch hier etwas ausführlicher sein müssen.

Die Blastodermbildung beginnt am hinteren, stumpfen Eipol und schreitet nach vorn zu allmählich fort. Sodann werden die Zellen an der Ventralseite höher und es bildet sich eine Platte aus, die zu beiden Seiten durch eine seichte Furche und lateralwärts davon durch einen niedrigen Wall vom übrigen Blastoderm geschieden wird. Die verdickte Blastodermplatte stellt die erste Anlage des »unteren Blattes« KOWALEVSKY's (Entoderm + Mesoderm) dar; sie wird allmählich in die Tiefe versenkt, indem die beiden, dieselben nach den Seiten begrenzenden Wälle höher werden, einander medianwärts entgegenwachsen und schließlich mit einander verschmelzen. Die Platte wird dadurch in ein allseitig geschlossenes Rohr mit engem, rundlichem Lumen und dicker Wand übergeführt. Dieses Rohr verbreitert sich im weiteren Laufe der Entwicklung, indem es sich zugleich in dorso-ventraler Richtung abplattet; gleichzeitig wird das Lumen zu einem queren Spalt, und die dasselbe begrenzenden Zellen gehen allmählich aus hoch cylindrischen in mehr kubische und endlich unregelmäßig polygonale Formen über.

Durch die Abflachung des Rohres und das Verschwinden seines Lumens entsteht eine zweischichtige, dem Ektoderm anliegende Zellplatte, die im weiteren Verlaufe das Mesoderm und Entoderm hervorgehen lässt. Man findet also jetzt an der Bauchseite drei Schichten über einander. HEIDER glaubt, dass die Grenze zwischen innerer und mittlerer Schicht dem in querer Richtung verbreiteten Lumen des eingestülpten Rohres entspricht. Es ist dies, wie wir sehen werden, in theoretischer Beziehung von Wichtigkeit.

Die nun folgenden Vorgänge haben weniger mit Rücksicht auf

---

[1] N. BOBRETZKY, Zur Embryologie des Oniscus murarius. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXIV.

[2] A. KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Petersburg 1871.

[3] K. HEIDER, Über die Anlage der Keimblätter von Hydrophilus piceus. Abhandlungen der königl. preuß. Akademie der Wissensch. zu Berlin. 1886.

die Frage nach der Mesodermbildung als mit Rücksicht auf die Auffassung der Leibeshöhle der Insekten Interesse und sollen daher noch in Kürze geschildert werden.

Die innere Schicht des »unteren Blattes« trennt sich alsbald in der Medianlinie in zwei gleiche Hälften und diese ziehen sich nach den Seiten zurück. Zwischen äußerer und innerer Schicht des unteren Blattes treten nun segmentweise Höhlen auf, die lateralwärts gelegen sind und von einem kubischen Epithel begrenzt werden. An der inneren Schicht des unteren Blattes sind daher von nun an zwei, auch nach ihrer weiteren Entwicklung von einander verschiedene Regionen zu unterscheiden: a) eine laterale, aus kubischen Zellen bestehende, die zum Darmfaserblatt wird, und b) eine mediale, aus unregelmäßig polygonalen oder rundlichen Zellen zusammengesetzte, die das eigentliche Entoderm darstellt und zur Epithelschicht des Mitteldarmes wird. Die äußere Schicht des unteren Blattes stellt das Hautfaserblatt dar. Die Leibeshöhle soll nun nicht aus den Ursegmenthöhlen hervorgehen, sondern aus einem Hohlraum, der sich zwischen Dotter und somatischem Mesoderm bildet.

Vielleicht lassen sich mit diesen Angaben HEIDER's, die, wie gesagt, im Wesentlichen mit denen KOWALEVSKY's übereinstimmen, auch bis zu einem gewissen Grade die Angaben PATTEN's[1] über Phryganidenentwicklung in Einklang bringen. Auch PATTEN lässt das Mesoderm aus einer medianen Einstülpung der Bauchplatte hervorgehen; das Entoderm soll indessen der Hauptmasse nach durch Delamination aus der Serosa und Bauchplatte entstehen. Die so gebildeten Entodermzellen sollen sich im ganzen Dotter vertheilen und später zum Epithel des Mitteldarmes werden.

Ich lasse nun noch eine Darstellung der Mesodermbildung der Mollusken folgen. Was zunächst die Muscheln betrifft, so habe ich[2] gezeigt, dass bei Unio schon in der Blastula zwei, symmetrisch rechts und links neben der Medianebene gelegene Zellen vorhanden sind, die sich durch ihre Größe und sonstige Beschaffenheit scharf von den übrigen Zellen abheben. Diese zwei Zellen rücken später, wenn sich die Blastula abzuflachen beginnt, in die Tiefe und liefern alsbald durch fortgesetzte, inäquale Theilung zwei Mesodermstreifen,

---

[1] WILLIAM PATTEN, The development of Phryganids, with a preliminary note on the development of Blatta germanica. Quart. Journ. of micr. science. 1884.

[2] C. RABL, Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift für Naturwissensch. Bd. X. 1876.

an deren einem Ende, das ich damals für das Vorderende hielt, sie noch lange kenntlich sind. Zugleich habe ich hier zuerst auf die Wichtigkeit dieser beiden Zellen hingewiesen. Einige Jahre später hat HATSCHEK[1] die Entwicklung von Teredo untersucht und auch hier die beiden Zellen wiedergefunden. Wie bei Unio und vielen anderen, von LOVÉN untersuchten Formen ist auch bei Teredo die bilaterale Symmetrie schon in den frühesten Stadien nachweisbar. Das Mesoderm entwickelt sich aus zwei symmetrischen Zellen, »deren Verwandtschaft mit den Zellen des inneren Blattes eine viel innigere als mit jenen des äußeren« ist. Sie behalten, wie bei den anderen Bilaterien, wo solche Zellen nachgewiesen worden sind, noch lange ihre ursprüngliche Form und Beschaffenheit bei. Endlich ist vor Kurzem eine Abhandlung ZIEGLER's[2] über die Entwicklung von Cyclas erschienen, in der er hinsichtlich der Bildung des Mesoderms — ZIEGLER spricht im Sinne HERTWIG's von einem »Mesenchym« — bemerkt, er sei »geneigt«, die Abstammung desselben von zwei Urzellen anzunehmen, jedoch sei es nicht unwahrscheinlich, dass an bestimmten Stellen des Ektoderms »Mesenchymzellen« auch vom Ektoderm aus entstehen. ZIEGLER beruft sich auf die ähnlich lautenden Angaben FOL's über die Mesodermbildung der Heteropoden und Pteropoden. Zu der Arbeit ZIEGLER's habe ich zu bemerken, erstens, dass man bei so günstigen Keimen, wie denen von Cyclas, die frühesten Entwicklungsstadien nicht aus Schnittserien konstruirt und zweitens, dass es besser ist, sich auf sich selbst als auf Andere zu verlassen. Von FOL soll später die Rede sein.

Was die Mesodermbildung der Schnecken betrifft, so habe ich, nachdem ich schon früher[3] auf die seitlich-symmetrische Anordnung des Mesoderms bei jungen Embryonen von Limnaeus aufmerksam gemacht hatte, die Bildung dieses Keimblattes bei Planorbis genau untersucht[4]. Es ist mir hier gelungen, die Furchung bis zur vollständigen Sonderung der Elemente der drei Keimblätter Schritt für

---

[1] B. HATSCHEK, Über Entwicklungsgeschichte von Teredo. Arbeiten des zoologischen Instituts zu Wien. Bd. III. 1880.

[2] H. ERNST ZIEGLER, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XLI. 1885.

[3] C. RABL, Die Ontogenie der Süßwasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss. Bd. IX. 1875.

[4] C. RABL, Über die Entwicklung der Tellerschnecke. Morph. Jahrbuch. Bd. V. 1879 und RABL, Über den »pedicle of invagination« und das Ende der Furchung von Planorbis. Morph. Jahrbuch. Bd. VI. 1880.

Schritt zu verfolgen, was bis dahin noch bei keiner Thierform geschehen war. Im Stadium von vierundzwanzig Zellen liegen am vegetativen Pol vier durch Größe, Farbe und Körnchenreichthum auffallende Zellen. Eine von diesen, und zwar, wie sich aus der weiteren Entwicklung ergiebt, die hintere, theilt sich zunächst in zwei ungleich große Hälften, von denen die kleinere, eben so wie die drei noch nicht getheilten großen Zellen, Entodermzelle wird, während die größere, durch welche die Medianebene mitten hindurch schneidet, Mesodermzelle wird. Sodann zerfallen die drei großen Zellen in je zwei ungleich große Hälften, so dass nunmehr das Entodermzellenfeld aus vier kleinen und drei großen Zellen besteht. Darauf theilt sich die Mesodermzelle in zwei gleich große Stücke, welche symmetrisch rechts und links von der Medianebene gelegen sind und die Urzellen des Mesoderms vorstellen. Wenn sich nun auch die drei großen Zellen des Entodermzellenfeldes getheilt haben, rücken die beiden Mesodermzellen in die Tiefe. Darauf folgt die Einstülpung des Entodermzellenfeldes. Die beiden Mesodermzellen erzeugen durch Anfangs gleiche, später ungleiche Theilung die Mesodermstreifen, an deren Hinterende sie lange durch Größe, Form und Körnchenreichthum kenntlich bleiben.

Die große Übereinstimmung, die sich bei allen Gastropoden im Ablauf der Furchung kund giebt, lässt erwarten, dass auch die Mesodermbildung überall in wesentlich derselben Weise erfolgt. In der That hat auch unlängst PATTEN[1] wesentlich denselben Modus bei Patella gefunden. Er giebt an, dass der Embryo zuerst radiärsymmetrisch sei und fährt dann fort: »This condition does not last long for two large cells soon appear, one of each side of the four endoderm cells, destroying the previous symmetry and transforming our embryo into a bilateral organism.« PATTEN nennt diese beiden großen Zellen »Endo-mesoderm cells«, da aus ihnen durch Theilung je eine Entodermzelle, die an der Begrenzung der Wand des Mitteldarmes Theil nimmt, und je eine große Mesodermzelle hervorgehen. Die beiden Urzellen des Mesoderms, »primitive mesoderm cells«, liefern dann durch Theilung je einen Mesodermstreifen, »mesoblastic chord«. »The primitive mesoblast cells are situated at the very posterior extremity of the chords and are still easily recognized as such by their superiority in size.«

[1] WILLIAM PATTEN, The embryology of Patella. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. VI. 1885.

Ferner hat KOWALEVSKY[1] gezeigt, dass auch bei Chiton das Mesoderm aus zwei Entodermzellen des Gastrulamundrandes hervorgeht; nur treten hier diese Zellen auffallend spät in die Erscheinung und bleiben verhältnismäßig lange im Verband des Entoderms. Auch bei Dentalium findet KOWALEVSKY[2] das Mesoderm schon in sehr frühen Stadien in seitlich symmetrischer Anordnung.

Über die Mesodermbildung der Cephalopoden ist wenig zu berichten. Die Arbeiten RAY LANKESTER'S, BOBRETZKY'S[3], USSOW'S[4] u. A. geben darüber keinen genügenden Aufschluss. Aus den Arbeiten der beiden letztgenannten Autoren lässt sich nur schließen, dass das Mesoderm am Rande der Keimscheibe seinen Ursprung nimmt; es ist aber bei der großen Zellenzahl des Blastoderms nicht wohl zu erwarten, dass sich zwei Urzellen vorfinden werden. Ich selbst habe zu Ostern des vergangenen Jahres in Neapel begonnen, die Entwicklung von Loligo und Sepia zu untersuchen, bin indessen hinsichtlich der Mesodermbildung noch zu keinem Resultate gelangt.

Damit schließe ich die Litteraturübersicht, so weit dieselbe bei den späteren Schlussfolgerungen in Betracht kommen soll. Es war nicht meine Absicht, alle Arbeiten vorzuführen, in denen von der Entwicklung des mittleren Keimblattes die Rede ist. So habe ich z. B. die Arbeiten HALLEZ' und ISAO IIJIMA'S über Turbellarienentwicklung oder die zahlreichen, von großem Fleiß zeugendem Arbeiten BARROIS' über Bryozoenentwicklung nicht erwähnt, da sie, mögen sie auch sonst noch so schätzenswerthe Resultate zu Tage gefördert haben, auf unsere Kenntnisse der Mesodermbildung doch keinen nennenswerthen Einfluss genommen haben. Eine nicht unerhebliche Zahl von Schriften wurde auch desshalb nicht berücksichtigt, weil sie fast auf jeder Seite den Stempel der Ungenauigkeit und Kritiklosigkeit tragen. Hierher gehören vor Allem die vielen Publikationen FOL'S über Molluskenentwicklung; während seine früheren Schriften über Pteropoden- und Heteropodenentwicklung noch hier und da eine

[1] A. KOWALEVSKY, Embryogénie du Chiton Polii (Philippi). Ann. du musée d'hist. natur. de Marseille. — Zoologie. Tome I. 1883.

[2] A. KOWALEVSKY, Étude sur l'embryogénie du Dentale. Ann. du Musée d'hist. nat. de Marseille. 1883.

[3] N. BOBRETZKY, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Moskau 1877. (Aus den Nachrichten der kaiserl. Gesellsch. der Freunde der Naturerkenntnis, Anthropologie und Etnographie in Moskau. Bd. XXIV. Russisch mit deutscher Tafelerklärung.)

[4] M. USSOW, Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden. Arch. de Biologie. Bd. II. 1881.

brauchbare Beobachtung enthielten, charakterisirt sich seine letzte Schrift über Pulmonatenentwicklung als ein buntes Durcheinander der absonderlichsten Fehler und Irrthümer. Ungefähr auf gleicher Stufe steht P. B. SARASIN's[1] Schrift über die Entwicklungsgeschichte der Bithynia tentaculata. Es ist nur zu verwundern, dass diese »Arbeit« jemals hat ernst genommen werden können; ich will daraus nur eine Stelle citiren. Über das Mesoderm heißt es: »Von einem selbständigen, vom Ektoderm wohl geschiedenen Mesoderm ist bei Bithynia gar nicht die Rede. Alle Organe bilden sich entweder direkt oder indirekt aus vom Ektoderm zu diesem Behufe eingewandertem Material, mit Ausnahme eines einzigen Organs: der Leber; aber merkwürdigerweise entsteht auch der Darm aus dem Ektoderm. Von einer Entstehung des Mesoderms aus einer Zelle am Gastrulamundrand, wie z. B. RABL es beschreibt, fand ich gar nichts. Wohl vermehren sich die Ektodermzellen an dieser Stelle, aber das ist Alles. Die Mesodermelemente entstehen überall.«

Daran reiht sich, was Kritik und Genauigkeit betrifft, eine Abhandlung KOROTNEFF's[2] über die Entwicklung von Gryllotalpa. Ein paar Worte werden genügen, um sie zu kennzeichnen. Die »Zellen«, sagt KOROTNEFF, welche den Blastodermzellen den Ursprung geben, sind »absolut kernlos«; »die Kerne der Blastodermzellen sind karyokinetisch und lassen an jedem ein stark lichtbrechendes Kügelchen, von dem ein perlschnurartiger Faden ausgeht, unterscheiden«. Die Gastrula ist »diffus«.

Reich an interessanten Mittheilungen sind auch die Publikationen BERGH's über Hirudineenentwicklung. Bei Nephelis[3] sollen die Embryonen einer so gründlichen Häutung unterzogen werden, dass es nur merkwürdig ist, dass dabei überhaupt noch etwas übrig bleibt. Die beiden Streifen an der Bauchseite der Nephelisembryonen, die ich nach eigener Untersuchung für die Mesodermstreifen halte, bezeichnet BERGH als »Rumpfkeime« und aus ihnen und den sogenannten »Kopfkeimen«, die mit der Scheitelplatte identisch sein dürften, sollen die Anlagen sämmtlicher ektodermaler und mesodermaler Theile des Kopfes resp. des Rumpfes hervorgehen. Die pri-

---

[1] P. B. SARASIN, Entwicklungsgeschichte der Bthynia tentaculata. Inaug.-Diss. Würzburg 1882.

[2] A. KOROTNEFF, Die Embryologie der Gryllotalpa. Zeitschrift für wiss. Zoologie. B. XLI. 1885.

[3] R. S. BERGH, Über die Metamorphose von Nephelis. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XLI. 1885.

mitive Epidermis, sowie die provisorische Muskulatur sollen dagegen abgeworfen werden.

Auf die Angaben STOSSICH's über die Entwicklung der Chaetopoden brauche ich wohl nicht einzugehen, da sie bereits von HATSCHEK zurückgewiesen worden sind.

Was die Untersuchungen WHITMAN's über Clepsine, ferner CALDWELL's und FOETTINGER's über Phoronis betrifft, so scheinen sie mir noch einer kritischen Revision bedürftig.

Eine gewisse Sonderstellung in der Frage nach der Mesodermbildung nehmen die zahlreichen entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten SALENSKY's ein. Wäre es meine Absicht gewesen, möglichst viele Fälle vorzuführen, in denen die zwei Urzellen beschrieben wurden, so hätte ich auch auf diese Publikationen SALENSKY's Rücksicht nehmen müssen; denn SALENSKY giebt an, dass bei Psygmobranchus und Nereis diese beiden Zellen vorhanden sind[1]. Eine ähnliche Angabe findet sich in BEARD's Abhandlung über die Entwicklung von Myzostoma[2]. Ich verzichte indessen darauf, auf diese Angaben Schlüsse zu bauen.

SALENSKY setzt im zweiten Theil seiner Studien über Annelidenentwicklung seine Ansichten über den Ursprung und die Bedeutung des Mesoderms aus einander. Er unterscheidet am Mesoderm der Anneliden ein Rumpfmesoderm (mésoderme somatique) und ein Kopfmesoderm (mésoderme cephalique); beide können, wie bei Terebella und Aricia, unabhängig von einander entstehen. Das Rumpfmesoderm, welches aus den beiden Mesodermstreifen (bandelettes mésodermiques) besteht, zeigt am Hinterende zuweilen die großen »Urmesoblasten« GÖTTE's oder »Polzellen« HATSCHEK's. Diesen wird indessen keine tiefergehende Bedeutung zugeschrieben. »Partout où j'ai réussi à observer les jeunes stades de l'évolution du mésoderme somatique, ce feuillet, à son début, consistait en un épaississement ectodermique, qui, sous forme de deux bandelettes, règne suivant l'axe longitudinal du corps; ce n'est que dans le cours du développement qu'il se sépare de l'ectoderme.«

Einen weiteren Exkurs über Mesodermentwicklung findet man in SALENSKY's neuester Arbeit über die Entwicklung von Vermetus[3].

[1] W. SALENSKY, Études sur le développement des Annélides. Arch. de Biol. Bd. III. 1882 und Biolog. Centralblatt. Bd. II. Nr. 7.

[2] JOHN BEARD, On the life-history and development of the genus Myzostoma. Inaug.-Diss. Leipzig 1884.

[3] SALENSKY, Études sur le développement du Vermet und Études sur le développement des Annélides. II. Partie. Arch. de Biol. Bd. VI. 1885.

Er kommt hier zunächst zu folgenden Schlüssen: »1) Le mésoderme se forme aux dépens de l'ectoderme; 2) les cellules ectodermiques qui donnent naissance au mésoderme se multiplient par voie directe ou amitosique; 3) l'ébauche du mésoderme a une répartition bilatérale.« Ich brauche wohl kaum zu erwähnen, dass der zweite Satz hinreicht, um den ersten zu widerlegen. Wer heute noch ohne die gewichtigsten Gründe und abgesehen etwa von den Leukocyten und gewissen pathologischen Processen von »amitotischer Theilung« spricht, beweist, dass die histologischen Errungenschaften des letzten Decenniums spurlos an ihm vorübergegangen sind.

Die Angaben KLEINENBERG's schließen sich in vieler Hinsicht denen SALENSKY's an.

In seiner neuesten Arbeit über Lopadorhynchus[1] geht KLEINENBERG sehr radikal vor. Ein mittleres Keimblatt existirt nach ihm überhaupt nicht; die Ableitung des Mesoderms von zwei Zellen hält er für ganz verfehlt und sucht die Beobachtungen GÖTTE's an Nereis dadurch abzuthun, dass er sie »nicht einmal des Aufschreibens, geschweige denn des Druckens werth« erklärt. Diese Liebenswürdigkeit muss mit der Bemerkung GÖTTE's zusammengehalten werden, dass die Beobachtung KLEINENBERG's hinsichtlich des ektodermalen Ursprunges des Mesoderms bei Lumbricus »durchaus nicht von überzeugender Bestimmtheit« sei und daher »zunächst nicht als eine Thatsache aufgeführt werden könne«. KLEINENBERG sucht die Organisation junger Annelidenlarven auf die Organisation der Medusen zurückzuführen und unterscheidet demgemäß an einer Trochosphaera oder Trochophora eine Umbrella und Subumbrella, ein Ringnervensystem, eine Neuromuskelanlage etc.; selbstverständlich kann dann von einem Mesoderm im gewöhnlichen Sinne nicht die Rede sein.

KLEINENBERG glaubt auch bei den Mollusken ein Neuromuskelsystem finden zu können und beruft sich in dieser Hinsicht auf die oben citirte Abhandlung SARASIN's. Ich muss aber eine solche Möglichkeit auf Grund meiner Erfahrungen von der Hand weisen und glaube aus den Bildern, die ich an HATSCHEK's Präparaten gesehen habe, schließen zu dürfen, dass sich KLEINENBERG auch hinsichtlich der Anneliden in einem Irrthume befindet.

Fragen wir uns nun zunächst, bei welchen Bilaterien die Leibeshöhle als ein Derivat der Urdarmhöhle entsteht.

[1] N. KLEINENBERG, Die Entstehung des Annelids aus der Larve von Lopadorhynchus. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.

Aus der obigen Litteraturübersicht geht hervor, dass dies außer bei den Wirbelthieren nur bei Sagitta, einem Theil der Brachiopoden und, falls die Beobachtungen BALFOUR's sich bestätigen sollten, bei den Onychophoren (Peripatus) der Fall ist. Nur diese Formen dürfen wir, wenn wir der Entwicklungsgeschichte überhaupt eine systematische Bedeutung zuschreiben, als Enterocoelier bezeichnen. Dadurch kommen wir aber in eine neue Verlegenheit; denn einerseits werden diese Formen durch keinerlei nähere verwandtschaftliche Bande zusammengehalten, andererseits nehmen die Onychophoren eine so merkwürdige Zwitterstellung zwischen den Anneliden und Tracheaten ein, dass es nicht wohl angeht, sie von denselben zu trennen.

Nun rechnen aber die Gebrüder HERTWIG auch noch (ganz abgesehen von den Echinodermen und Enteropneusten) die Nematoden, Anneliden und Arthropoden zu den Enterocoeliern. Wir müssen uns daher die Frage vorlegen, ob nicht vielleicht die Art der Entstehung ihrer Leibeshöhle auf die Bildung eines Enterocoels zurückzuführen sei und nur durch cenogenetische Vorgänge verändert wurde.

Über die Bildung der Leibeshöhle der Nematoden liegt nichts vor, was für die Existenz eines Enterocoels sprechen würde; im Gegentheil lassen die Mittheilungen GÖTTE's keinen Zweifel zu, dass das Mesoderm in genau derselben Weise aus zwei Urzellen entsteht, wie etwa bei den Gastropoden. Zur Zeit der Publikation der Gebrüder HERTWIG lagen über die Entwicklung der Nematoden nur die dürftigen Untersuchungen BÜTSCHLI's über die Entwicklung von Cucullanus vor; nun benutzen die Gebrüder HERTWIG eine Bemerkung BÜTSCHLI's, die offenbar nur den Zweck hatte, recht nachdrücklich zu betonen, dass das Mesoderm nicht durch einen Faltungsprocess entsteht, um ihre Annahme zu stützen, dass die Nematoden doch Enterocoelier seien. Ich will die beiderlei Bemerkungen neben einander setzen. BÜTSCHLI[1] sagt: »Von principieller Bedeutung ist nun wieder die Entstehung des mittleren Blattes. Ich hatte längere Zeit geglaubt. dass dasselbe durch einen im vorderen Abschnitt des inneren Blattes statthabenden Faltungsprocess sich anlege, musste diese Ansicht jedoch bei näherer Einsicht fallen lassen. Das mittlere Blatt nimmt jedenfalls seinen Ursprung von einigen ganz dicht an der Mundöffnung gelegenen Zellen des inneren Blattes.«

---

[1] O. BÜTSCHLI, Zur Entw. des Cucullanus elegans. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XXVI.

Dazu meinen die Gebrüder HERTWIG: »Wir möchten jetzt auf dieselbe (die ursprüngliche Vermuthung) doch wieder zurückkommen. Wer die Embryonen der Nematoden aus eigener Anschauung kennt, weiß, wie klein dieselben und ihre Elementartheile sind und wie schwierig es sein kann, auf dem optischen Durchschnitt zu bestimmen, ob eine Zellenlage einfach oder doppelt ist.« Wie unbegründet diese Vermuthung war, hat bald darauf GÖTTE gezeigt.

Eben so wenig wie den Nematoden kommt den Anneliden ein Enterocoel zu. Wir müssen hier von den Verhältnissen bei Peripatus absehen: einerseits sind die über seine Entwicklung vorliegenden Beobachtungen noch so lückenhaft, dass es gerathen erscheint, sie noch nicht zum Ausgang für weitgehende Schlussfolgerungen zu nehmen; andererseits bietet Peripatus, selbst wenn man ihn zu den Anneliden stellen wollte, nichts weniger als ursprüngliche Verhältnisse. Wir würden, wenn BALFOUR's Angaben sich bestätigen sollten, die Mesodermbildung des Peripatus von derjenigen der anderen Anneliden und nicht umgekehrt ableiten müssen. Endlich ist BALFOUR's Abhandlung erst nach der Publikation der Cölomtheorie erschienen und konnte daher für diese nicht maßgebend sein. Aber weder die früheren noch die späteren Arbeiten über Annelidenentwicklung sind der Auffassung der Gebrüder HERTWIG günstig. Wenn diese zur Bekräftigung ihrer Theorie eine von HATSCHEK gegebene Abbildung eines Echiurusembryo reproduciren, so ist dazu nur zu bemerken, dass die Kopie gerade in dem wichtigsten Punkte vom Original abweicht. Mag man sich auf Seite KLEINENBERG's und SALENSKY's oder auf Seite KOWALEVSKY's, HATSCHEK's und GÖTTE's stellen, man wird in keinem Falle auch nur den Schatten eines Beweises für die Cölomtheorie finden können. Nirgends bildet sich die Leibeshöhle in der von der Theorie geforderten Art; überall entsteht zunächst ein paariger Mesodermstreifen, und überall bildet sich die sekundäre Leibeshöhle durch Auseinanderweichen der diesen Streifen zusammensetzenden Elemente. In allen diesen Punkten stimmen die Anneliden mit den echten »Schizocoeliern«, vor Allem den Mollusken, überein. Dieselbe Übereinstimmung zeigt sich auch in der allerersten Entstehung des Mesoderms. Wie bei Unio, Teredo, Planorbis, Chiton, Patella u. A. treten auch bei Lumbricus, Nereis, Criodrilus, Serpula u. A. zunächst zwei Mesodermzellen in die Erscheinung, deren Beziehungen zum Entoderm des Gastrulamundes hier wie dort die gleichen sind. So stimmen also die typischen »Schizocoelier« mit den typischen »Enterocoeliern« in allen wesent-

lichen Punkten überein. Es scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen, dass sich die Gebrüder HERTWIG nur durch die Ähnlichkeit der allgemeinsten Formverhältnisse der Anneliden und Vertebraten, die in erster Linie in der Metamerie ihres Körpers zum Ausdrucke kommt, verleiten ließen, die Anneliden zu den Enterocoeliern zu stellen.

Wenn wir aber die Anneliden nicht als Enterocoelier im HERTWIGschen Sinne gelten lassen können, so muss natürlich das Gleiche von den Anthropoden gelten. Hinsichtlich der Mesoderm- und Leibeshöhlenbildung der Crustaceen sind mir keine Beobachtungen bekannt, die sich im Sinne der Cölomtheorie verwerthen ließen. Was die Tracheaten betrifft, so sind unsere Kenntnisse in Betreff der Leibeshöhlenbildung noch zu lückenhaft, um einen sicheren Schluss zu gestatten. Da die Tracheaten wohl von Onychophoren-artigen Formen abzuleiten sein dürften, so wäre es ganz gut möglich, dass ihre Leibeshöhle als eine Art Enterocoel zu deuten wäre; dabei bleibt aber zu bedenken, dass unter allen Umständen die Mesodermbildung von Peripatus von der Mesodermbildung der Anneliden abgeleitet werden muss und dass daher auch die Leibeshöhlenbildung von Peripatus und den Tracheaten nicht mehr die ursprünglichen Verhältnisse darbieten kann.

Eben so wenig wie die Entwicklungsgeschichte spricht auch die vergleichende Anatomie zu Gunsten einer Scheidung der Bilaterien in Pseudocoelier und Enterocoelier. Wie gesagt, sollen nach den Gebrüdern HERTWIG die Mollusken typische Pseudocoelier sein; sie werden stets vorangestellt, um die Charaktere dieser großen Bilateriengruppe zu erläutern. Hören wir nun, wie einer der besten Kenner der Molluskenanatomie, GROBBEN, darüber urtheilt. In seinen Studien über die Leibeshöhle der Cephalopoden[1], in denen auch die Leibeshöhlenverhältnisse der übrigen Mollusken volle Berücksichtigung finden, sagt dieser Forscher: »Wenn O. und RICH. HERTWIG schreiben: ‚Dem Schizocoel der Mollusken fehlt ein flimmerndes Epithel, es fehlen ihrem Darmkanal die Mesenterien und die Dissepimente, ihre Geschlechtsprodukte entwickeln sich nicht aus dem Epithel der Leibeshöhle und werden nicht in dieselbe entleert, sondern stellen follikuläre Drüsen dar, welche direkt in eigene, oft

[1] C. GROBBEN, Morph. Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat, sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arbeiten des zoolog. Instituts zu Wien. Bd. V. 1884.

komplicirt gebaute Ausführwege übergehen. Die in den Perikardialraum einmündenden Nieren dienen ausschließlich der Exkretion und werden nicht zur Ausfuhr der Geschlechtsstoffe benutzt, höchstens dass sich die Ovidukte oder Vasa deferentia hier und da mit ihnen nahe an der äußeren Mündung vereinigen', so lassen sich gerade die entgegengesetzten Thatsachen nachweisen.« Nach Aufzählung dieser Thatsachen sagt GROBBEN: »Die Mollusken besitzen daher alle für die Enterocoelier charakteristischen Merkmale und wären daher auch nach der Definition der Gebrüder HERTWIG Enterocoelier.« Einen schlagenderen Beweis für die Unhaltbarkeit der Cölomtheorie, als ihn GROBBEN mit dem Nachweise erbracht hat, dass die typischen Schizocoelier alle charakteristischen Merkmale der typischen Enterocoelier besitzen, kann man sich in der That nicht denken. Ich kann daher auch verzichten, die zahlreichen, von anderen Forschern erhobenen Einwände zu citiren.

So werden wir also wieder zu der Frage zurückgeführt, ob nicht vielleicht doch die Mesodermbildung aller Bilaterien auf einen gemeinsamen Grundtypus zurückgeführt werden könne.

Wir müssen dabei zwei Fragen streng aus einander halten: die Frage nach der Bildung des Mesoderms und jene nach der Entstehung der Leibeshöhle. Beide Fragen können indessen unter Umständen zusammenfallen; dann haben wir die Ursachen davon zu ermitteln.

Die Beobachtungen über die Bildung des Mesoderms der Bilaterien gestatten uns, zunächst folgende Sätze aufzustellen:

A. Das Mesoderm der Bilaterien entsteht entweder 1) aus zwei Zellen oder 2) aus einer größeren Zahl von Zellen. Entsteht es aus einer größeren Zahl von Zellen, so tritt es entweder in Form einer soliden Wucherung oder in Form einer Divertikelbildung in die Erscheinung. B. Überall zeigt es, sobald es einmal eine selbständige Schicht bildet, eine bilaterale Symmetrie.

Die beiden Urzellen des Mesoderms sind bisher in folgenden Fällen mit Sicherheit nachgewiesen: bei Rhabditis, Pedicellina, Lumbricus, Criodrilus, Nereis, Sipunculus, Serpula, Cetochilus, einer nicht näher bestimmten Copepodenspecies, Unio', Teredo, Planorbis, Patella und Chiton. Sie werden ferner vermuthet bei Philodina, Cyclas und Leucifer. »Polzellen« am Hinterende der Mesodermstreifen sind beobachtet bei Euaxes, Polygordius, Echiurus, Pomatoceros, Sacculina und Balanus. Angesichts so zahlreicher Beobachtungen wird Niemand an der Bedeutung der Urzellen zweifeln können. In

den meisten Fällen, in denen es gelungen ist, die Furchung und Keimblätterbildung Schritt für Schritt zu verfolgen, konnten die Urzellen schon im Stadium der Blastula, längstens aber im Stadium der Gastrula aufgefunden werden. Überall nehmen sie aus dem Entoderm den Ursprung und fast stets wurden sie, wenn eine Orientirung des Keimes in so frühen Stadien möglich war, am Hinterrande des Entodermzellenfeldes, beziehungsweise am Hinterende des Blastoporus gefunden. Nirgends gehen sie aus der Mitte des Entodermzellenfeldes und nirgends aus dem Ektoderm hervor. In allen Fällen, in welchen das Mesoderm aus zwei Zellen entsteht, ist die Zahl der Zellen der beiden primären Keimblätter zur Zeit der Sonderung der Mesodermzellen eine geringe; sie dürfte nur selten mehr als sechzig oder siebzig betragen.

Wenn die Zahl der Zellen der beiden primären Keimblätter wächst oder wenn schon die Zellenzahl der Blastula eine sehr große ist, so steigt auch die Zahl der Mesodermzellen. Am lehrreichsten ist in dieser Beziehung die Mesodermbildung der Crustaceen. Wir haben gesehen, dass nach GROBBEN bei einer nicht näher bestimmten Copepodenart zwei Mesodermzellen in der Blastula vorhanden sind, dass sich ferner auch bei Cetochilus Anfangs zwei Mesodermzellen finden, die sich aber schon in der Blastula in vier Zellen theilen, und dass ferner bei Moina die Zahl der Mesodermzellen schon im Blastulastadium zwölf beträgt. Es wurde darauf hingewiesen, dass mit dieser Vermehrung der Mesodermzellen auch eine entsprechende Vermehrung der übrigen Zellen des Keimes einhergeht.

Wir können uns nun ganz wohl Fälle denken, in denen die Zahl der Zellen des Mesoderms schon in der Blastula auf zwanzig oder vierzig oder selbst noch höher steigt. Je größer die Zahl ist, desto schwieriger wird es sein, sie genau festzustellen. Die Mesodermzellen werden dann zunächst eine sichel- oder halbmondförmige Zone am Rande des Entodermzellenfeldes bilden. Dies finden wir in der That bei Moina, Astacus und wohl noch vielen anderen Crustaceen.

Bei Astacus stoßen wir aber noch auf ein anderes, auf den ersten Blick sehr räthselhaftes Verhalten, auf das schon von vielen Seiten aufmerksam gemacht wurde. Das Mesoderm liegt nämlich hier nicht am hinteren, sondern am vorderen Rande des Entodermzellenfeldes. Um dies zu verstehen, müssen wir wieder die eigen-

thümlichen Beziehungen der Keimzellen zum Nahrungsdotter in Betracht ziehen. Die Crustaceen scheinen in Beziehung auf Furchung und Keimblätterbildung ähnliche Komplikationen darzubieten wie die Wirbelthiere. Wir finden bei ihnen die inäquale (Cetochilus), discoidale (Oniscus) und superficiale (Astacus) Furchung vertreten. Wir haben gesehen, wie sehr bei den Wirbelthieren in Folge des wiederholten Auftretens und Verlustes des Nahrungsdotters die Gastrulation beeinflusst wird und wie manche Verhältnisse eine völlige Umkehr erfahren. So wurde gezeigt, dass der hintere Urmundrand eines Selachiers oder Teleostiers dem vorderen Urmundrande eines Amnioten entspricht, dass also Discogastrula und Epigastrula sich in Beziehung auf ihren Blastoporus scheinbar genau entgegengesetzt verhalten. Es lässt sich nun ganz wohl denken, dass auch bei manchen Crustaceen eine solche Umkehrung der primitiven Verhältnisse eingetreten ist. Ja, vielleicht ist es, wie für die Epigastrula, auch für die Perigastrula charakteristisch, dass ihr vorderer Blastoporusrand dem dorsalen, ihr hinterer dem ventralen Urmundrande einer Amphi- oder Archigastrula eines dotterarmen Keimes entspricht. Dann haben wir aber keinen Grund, in dem Umstande, dass bei der Perigastrula von Astacus das Mesoderm am Vorderrande des Blastoporus entsteht, eine principielle Verschiedenheit gegenüber den gewöhnlichen Verhältnissen zu erblicken. Die Furchung und Keimblätterbildung der Crustaceen ist noch in viel zu wenig Fällen genau genug verfolgt, um uns in ähnlicher Weise wie bei den Wirbelthieren eine Ableitung der einzelnen Furchungsarten und Gastrulaformen zu gestatten. Gewiss werden weitere Untersuchungen hier zu sehr wichtigen und interessanten Resultaten führen. Wie bei den Wirbelthieren wird man auch bei den Crustaceen und allen anderen Formen im Auge zu behalten haben, dass der Nahrungsdotter im Laufe der Phylogenese wiederholt erworben und rückgebildet worden sein kann. Dass dies in der That auch bei den Wirbellosen der Fall war, scheint mir keinem Zweifel zu unterliegen. In meinen Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchier habe ich schon darauf hingewiesen, dass die Eier von Paludina vivipara auffallend arm an Dotterkörnchen sind, während doch die Eier aller anderen Prosobranchier eine nicht unbeträchtliche Menge von Nahrungsdotter besitzen. Ich habe zugleich betont, dass, während bei den anderen Prosobranchiern und speciell bei der nahe verwandten Paludina impura (Bithynia tentaculata) die Menge des jedes Ei umgebenden Eiweißes eine relativ geringe ist, sie bei Paludina vivi-

para sehr bedeutend anwächst, so dass also eine Art Wechselverhältnis zwischen Nahrungsdotter und Eiweiß besteht.

Die Faktoren, welche die Menge des Nahrungsdotters beeinflussen, sind so mannigfaltiger Art und greifen so innig in einander, dass wir noch gar nicht im Stande sind, sie nur einigermaßen zu überblicken. Gewiss spielen hier Brutpflege, Ernährungsbedingungen in und außerhalb des mütterlichen Körpers, Zahl der gleichzeitig producirten Keime und dergleichen eine wichtige Rolle. Gewiss aber übt auch der Kampf ums Dasein, den die ausschlüpfenden Larven zu führen haben, eine rückwirkende Kraft. Denn je größer die Zahl derer ist, die zu Grunde gehen, noch bevor sie die Geschlechtsreife erlangt haben, um so größer wird auch die Zahl und um so geringer die Größe der Eier der betreffenden Species sein müssen. Besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die Erörterungen R. LEUCKART's im Artikel »Zeugung«.

Doch kehren wir wieder zu unserem Gegenstande zurück.

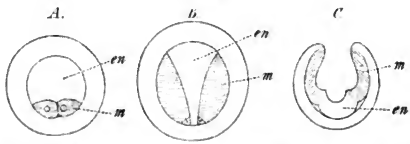
Wenn mit der Vermehrung der Zahl der Zellen der beiden primären Keimblätter auch die Zellenzahl des Mesoderms zunimmt, so kann bei der weiteren Entwicklung Zweierlei geschehen. Entweder es verlassen die Mesodermzellen schon frühzeitig den epithelialen Verband, sie rücken in die Tiefe und bilden nun, nach der Einstülpung des Entodermzellenfeldes, eine mittlere, zwischen den primären Blättern liegende Schicht. Oder aber sie bleiben noch längere Zeit im Verbande des Entoderms, ihres Mutterbodens, behalten also ihren epithelialen Charakter bei und werden bei der Gastrulation mitsammt dem Entoderm eingestülpt. In einem solchen Falle wird das Mesoderm noch durch einige Zeit Antheil an der Begrenzung des Darmes nehmen, indem es einen Theil seiner Wand bildet. Seine Zellen können dabei dieselbe Form wie die Entodermzellen besitzen und auch in ihren sonstigen Charakteren, wie in ihrer Größe und in ihrem Körnchenreichthum den Entodermzellen gleichen. Die seitliche Symmetrie, welche die Mesodermanlage aller Bilaterien zeigt, wird auch in einem solchen Falle gewahrt bleiben.

Die Wand des Urdarmes wird daher an der rechten und linken Seite aus Zellen bestehen, welche ihrer späteren Entwicklung nach als Mesodermzellen bezeichnet werden müssen, an der dorsalen und ventralen Seite dagegen aus Zellen, welche auch nach ihren späteren Schicksalen als echte Entodermzellen erscheinen. Das Mesoderm wird also, so lange es noch nicht zur Abtrennung vom Entoderm gekommen ist, zwei symmetrische Platten bilden, welche sich vom

Rande des Blastoporus mehr oder weniger weit bis zum Grunde des Entodermsackes erstrecken. Die Sonderung der beiden Mesodermplatten vom Entoderm wird in einem solchen Falle am einfachsten dadurch bewerkstelligt werden können, dass sich rechts und links eine Falte der Darmwand bildet, deren Rand der Grenze zwischen Entoderm und Mesoderm entspricht und die allmählich gegen den Blastoporus vorwächst. Es ist dies genau der Process, welchen wir bei Sagitta und Argiope ablaufen sehen.

Vielleicht wird das Gesagte durch ein Schema an Verständlichkeit gewinnen. Ich will des Vergleiches halber ein Bild einer Blastula in der Ansicht von der vegetativen Seite voranstellen, bei welcher die Elemente der drei Keimblätter bereits zur Sonderung gekommen sind und bei der zugleich das Mesoderm nur aus zwei, am hinteren Rande des Entodermzellenfeldes gelegenen Zellen besteht (vgl. Fig. 7 *A*). Solche Verhältnisse finden sich nach dem früher Gesagten bei vielen Anneliden und Mollusken. Wenn bald darauf die beiden großen Mesodermzellen in die Tiefe rücken, so sieht man, wie ich dies von Planorbis beschrieben habe, an der betreffenden Stelle eine kleine Grube. Mit anderen Worten, es bildet sich am Hinterrande des Entodermzellenfeldes jederseits ein Divertikel, dessen Boden von der Mesodermzelle der betreffenden Seite gebildet wird. Nun denken wir uns eine eben solche Blastula, deren Zellen nur kleiner und zahlreicher sind. Statt der zwei Mesodermzellen sollen also deren in größerer Menge vorhanden sein. Das Mesoderm wird daher jetzt aus zwei Zellplatten bestehen, die eine mediane Entodermplatte zwischen sich fassen (Fig. 7 *B*). Sobald sich die vegetative Hälfte einer solchen Blastula in die animale hineinstülpt, werden die beiden Mesodermplatten die Seitenwände des Urdarmes bilden müssen. Die Trennung des Mesoderms vom Entoderm wird sich unter dem Bilde einer Faltung vollziehen, ein Process, den uns in seinen ersten Anfängen die Fig. 7 *C* veranschaulicht.

Fig. 7.



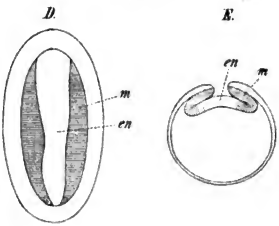
Trotz der Verschiedenheiten, unter denen sich hier die Trennung des Mesoderms vom Entoderm vollzieht, ist doch die Mesodermbil-

dung im Wesen auf denselben Process zurückzuführen wie bei den Anneliden und Mollusken. Während bei diesen die Mesodermdivertikel entsprechend der geringen Zahl der Mesodermzellen sehr klein und unansehnlich sind, werden sie in dem eben besprochenen Falle in Folge der großen Zellenzahl zu geräumigen Aussackungen des Urdarmes. Aber auch hier entsteht das Mesoderm aus zwei symmetrisch am Urmundrande gelegenen Anlagen, welche dem primären Entoderm den Ursprung verdanken.

Dieser Bildungsmodus des Mesoderms setzt voraus, dass die Zahl der Zellen des Keimes und damit zugleich die Zahl der Mesodermzellen eine erheblich größere ist als bei den Anneliden und Mollusken. Diese Voraussetzung trifft auch in der That vollkommen zu. An der Fig. 4 von Kowalevsky (l. c.), wo an einem Keim von Sagitta der Beginn der Faltung zu sehen ist, zähle ich auf dem optischen Schnitte 117 Zellen, und an der Fig. 6 von Hertwig (l. c.), die ungefähr dasselbe Stadium illustrirt, zähle ich 109 Zellen. Ich glaube kaum fehlzugehen, wenn ich die Gesammtzahl der Zellen von Sagitta in diesem Stadium auf etwa 1000 veranschlage. Der Keim von Planorbis besteht aber in dem entsprechenden Stadium aus höchstens 70, der Keim von Nereis oder Serpula aus noch viel weniger Zellen.

Von demselben Gesichtspunkte muss auch die Mesodermbildung der Insekten aufgefasst werden. Auch hier besteht der Keim schon im Blastulastadium aus einer sehr großen Zahl von Zellen und es bildet sich zunächst eine »Bauchplatte« aus, die der Hauptmasse nach aus dem primären Entoderm (Entoderm + Mesoderm) besteht. Das Mesoderm besteht wieder aus zwei symmetrischen Platten, die einerseits bis an den späteren Urmundrand reichen, andererseits den schmalen, medianen Entodermstreifen zwischen sich fassen (Fig 8 *D*). Nach vollzogener Einstülpung werden sich die Verhältnisse so gestalten, wie dies die Fig. 8 *E* zeigt; es entspricht dieses Bild genau dem, was Kowalevsky und Heider in Betreff der Keimblätterbildung von Hydrophilus ermittelt haben.

Fig. 8.



Die Mesodermbildung von Peripatus würde sich, falls sich die

Angaben Balfour's bestätigen sollten, leicht von dem gleichen Gesichtspunkte auffassen lassen.

So sehen wir, dass bei allen wirbellosen Bilaterien das Mesoderm aus zwei in der Medianlinie von einander getrennten, aus dem Entoderm des Urmundrandes hervorgehenden Anlagen seinen Ursprung nimmt. Diese Übereinstimmung ist so fundamental, dass alles Andere dagegen zurücktritt.

Auffallend bleibt immerhin die bei den Chaetognathen nachgewiesene Beziehung der Leibeshöhle zum Urdarm. Aber diese Beziehung scheint mir lediglich die Folge der eigenthümlichen Art der Mesodermbildung zu sein.

Nun erst können wir an die Beantwortung der Frage nach der Homologie des Mesoderms der Wirbelthiere und der wirbellosen Bilaterien schreiten. Es wird dabei genügen, die Mesodermbildung des Amphioxus zum Vergleiche heranzuziehen. Wir sehen hier das Mesoderm aus zwei, symmetrisch neben der Medianlinie gelegenen Theilen hervorgehen, die dem primären Entoderm entstammen und auch Beziehungen zum Entoderm des Urmundrandes besitzen. Nichtsdestoweniger ist die Frage nicht so einfach, als es auf den ersten Blick zu sein scheint. Am Mesoderm des Amphioxus haben wir, wie am Mesoderm der cranioten Wirbelthiere, zwei Abschnitte unterschieden: ein gastrales und ein peristomales Mesoderm; beide gehen kontinuirlich in einander über und das peristomale schließt am ventralen Urmundrand jederseits mit einer großen Polzelle ab. Nun entspricht der ventrale Urmundrand des Amphioxus nicht dem hinteren, sondern dem vorderen Urmundrande der Anneliden, Mollusken, Nematoden etc. In allen diesen Gruppen finden wir aber die Urzellen des Mesoderms am hinteren Urmundrande.

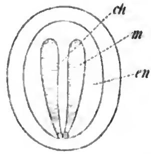
Bei der Beurtheilung der Mesodermbildung des Amphioxus und eben so auch aller Wirbelthiere müssen wir vor Allem im Auge behalten, dass die Keime ähnlich wie bei Sagitta und den Insekten schon frühzeitig ungemein zellenreich sind, so dass wir eine Entstehung des Mesoderms aus zwei Zellen schon von vorn herein nicht erwarten können.

Fassen wir zunächst das gastrale Mesoderm ins Auge und gehen wir dabei wieder von einer zellenreichen Blastula aus, in der es zu

einer Vermehrung der ursprünglichen zwei, am Hinterrande des Entodermzellenfeldes gelegenen Mesodermzellen gekommen ist. Diese Vermehrung der Mesodermzellen braucht aber nicht nothwendig wie bei Sagitta und den Insekten längs des Randes des Entodermzellenfeldes fortzuschreiten, sondern sie kann sich direkt nach vorn erstrecken und also zur Bildung zweier Platten führen, die, durch einen schmalen Entodermstreifen in der Mitte von einander getrennt, nur mit ihrem Hinterende den Rand des Entodermzellenfeldes berühren. Wir werden also Verhältnisse bekommen, wie sie in nebenstehender Fig. 9 *F* veranschaulicht sind.

Fig. 9.

F



Später, wenn die Einstülpung vollzogen ist, werden sich die beiden Mesodermplatten (*m*) als »Mesodermfalten« erheben, der schmale Entodermstreifen zwischen ihnen (*ch*) wird zur Chorda und die beiden Seitentheile des Entodermzellenfeldes (*en*) werden zum Darmentoderm.

Anders gestaltet sich die Ableitung des peristomalen Mesoderms. Es ist gewiss von hohem allgemeinen Interesse, dass beim Amphioxus, obwohl das Mesoderm nicht mehr aus zwei Zellen den Ursprung nimmt, doch noch zwei, durch ihre Größe und Form ausgezeichnete Zellen am Urmundrande vorhanden sind. Diese zwei Zellen sind von Hatschek als »Polzellen« bezeichnet und mit den aus den Urzellen des Mesoderms hervorgehenden Polzellen der wirbellosen Bilaterien verglichen worden.

Wir können uns nun ganz wohl denken, dass diese Polzellen, die bei den Vorfahren des Amphioxus gerade so wie bei den Anneliden, Mollusken oder Nematoden am hinteren Urmundrande gelegen sein mussten, indem sie sich fortgesetzt theilten und nach vorn zu neue kleine Tochterzellen lieferten, allmählich vom Hinterrande, der hier nach vollzogener Einstülpung als dorsaler Rand erscheint, abrückten, an die Seite des Urmundrandes gelangten und schließlich bei weiter fortgesetzter Proliferation an den ventralen Urmundrand zu liegen kamen. Wir können uns also vorstellen, dass nach Ablauf dieses Processes jederseits innerhalb des Entoderms der Gastrula ein Mesodermstreifen gelegen war, der am ventralen Blastoporusrande mit einer Polzelle begann, dann — vielleicht als einfache Zellreihe — an der Seite des Blastoporus bis zum dorsalen Rande verlief und sich hier in die Mesodermplatte der dorsalen Urdarmwand fortsetzte.

In dieser Weise lässt sich, wie ich glaube, die Mesodermbildung des Amphioxus und damit zugleich die Mesodermbildung der Wirbelthiere überhaupt auf die Mesodermbildung der wirbellosen Bilaterien zurückführen. Ich bin daher der Überzeugung, dass trotz der mannigfachen und gewiss nicht unbeträchtlichen Verschiedenheiten eine vollständige Homologie zwischen dem Mesoderm der wirbellosen Bilaterien und dem der Wirbelthiere existirt. Damit ist zugleich auch die Überzeugung ausgesprochen, dass alle Bilaterien gemeinsamen Stammes sind; wann sich dieser Stamm in seine Äste theilte, erscheint als eine der schwierigsten Fragen der Phylogenie. Doch glaube ich aus dem ungemein frühzeitigen Auftreten der Chorda den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Wirbelthiere oder, richtiger, die Chordonier sich schon sehr bald vom gemeinsamen Stamme der Bilaterien getrennt haben.

Eine andere Frage, die übrigens ein geringeres aktuelles Interesse bietet, geht dahin, welcher von den Processen, die wir kennen gelernt haben, als der ursprünglichste im phylogenetischen Sinne des Wortes zu bezeichnen sei. In ontogenetischer Beziehung ist jedenfalls die Entstehung des Mesoderms aus zwei Zellen der einfachste Bildungsmodus, der sich für die Bilaterien denken lässt; es fragt sich indessen, ob diese Einfachheit nicht vielleicht ihren Grund in einer Vereinfachung eines ursprünglich komplicirteren Bildungsmodus habe. Es kann darüber natürlich Jeder denken wie es ihm beliebt. Was mich betrifft, so möchte ich glauben, dass wir uns die ersten Bilaterien als ungemein einfach gebaute und daher wohl auch sehr zellenarme Geschöpfe zu denken haben und dass daher auch die größere Wahrscheinlichkeit zu Gunsten der Annahme spricht, dass das Mesoderm auch phylogenetisch aus zwei, symmetrisch am Urmundrande gelegenen Entodermzellen seinen Ursprung genommen habe.

Eben so bleibt es jedem Einzelnen überlassen, darüber Spekulationen anzustellen, was für eine funktionelle Bedeutung die Urzellen des Mesoderms bei den ersten Bilaterien wohl gehabt haben mögen. Hatschek und ich haben die Vermuthung ausgesprochen, dass sie, wenn sie vielleicht auch nicht geradezu Geschlechtszellen waren, so doch die Geschlechtsprodukte geliefert haben dürften. Diese Vermuthung scheint mir auch heute noch trotz der von einigen Seiten dagegen erhobenen Bedenken eine große Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Eine Vermuthung über etwas, was sich nur erschließen, aber nicht beobachten lässt, hat der Wissenschaft noch

nie geschadet; es ist daher auch nicht zu begreifen, warum sich einzelne Forscher, wie METSCHNIKOFF und KLEINENBERG, mit so viel Eifer und Beredsamkeit gegen solche Spekulationen gewendet haben.

II.

Über die Differenzirung des Mesoderms.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf die Selachier (Pristiurus und Torpedo), Amphibien (Triton, Salamander, Axolotl und Frosch), Reptilien (Eidechse und Ringelnatter), Vögel (Ente, Huhn und Taube) und Säugethiere (Kaninchen und Katze).

a) Selachier. Der jüngste Embryo, von dem ich bei der Beschreibung ausgehen will, hatte vierzehn Urwirbel. Die primäre Augenblase war noch klein, das Ektoderm an der Stelle, wo später das Gehörgrübchen entsteht, nicht viel dicker als am Vorderkopf; das Medullarrohr in der größten Ausdehnung des Kopfes und Rumpfes geschlossen, nur an der Stelle, wo später die Epiphysis entsteht[1], sowie in der Gegend des zweiten bis fünften Urwirbels noch offen, indessen auch hier schon dem vollen Verschlusse sehr nahe (Taf. X Fig. 1). Innere Kiemenfurchen waren noch nicht vorhanden; eben so fehlte noch jede Spur des Herzens; auch Gefäße waren innerhalb der Embryonalanlage noch nicht zur Ausbildung gelangt. Der Hinterdarm war im Bereiche der Schwanzknospen ventralwärts noch offen und setzte sich dorsalwärts durch einen weiten Canalis neurentericus mit dem Medullarrohr in Verbindung.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 1 Taf. X) geht durch die Mitte des vierten Urwirbels. Diese Gegend wird später noch in den Kopf einbezogen; ich habe aber trotzdem diesen Schnitt gewählt, weil einerseits die Schnitte durch die folgenden Urwirbel, etwa bis zum achten oder neunten, vom Mesoderm wesentlich dasselbe Bild geben, andererseits am abgebildeten Schnitte das oben erwähnte Verhalten des Medullarrohres sehr gut zu sehen ist. Der Vorderdarm ist hier

[1] Vgl. VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882. Die Öffnung am Vorderende ist bei Pristiurus nicht so deutlich, wie (nach VAN WIJHE) bei Torpedo. Wenn VAN WIJHE die zweite Öffnung ans Hinterende des Körpers verlegt, so ist dies wohl nur eine Ungenauigkeit in der Ausdrucksweise; das Medullarrohr ist in der ganzen hinteren Rumpfhälfte geschlossen.

ventralwärts gegen den Dotter schon durch eine Lage von Entodermzellen abgeschlossen; die Eröffnung erfolgt erst in der Höhe des nächstfolgenden Urwirbels. Unter dem Darm sieht man im Dotter, wie früher, die großen Dotterkerne (Merocytenkerne).

Das Mesoderm zeigt folgendes Verhalten. Es besteht jederseits aus zwei, dorsalwärts in einander umbiegende Lamellen, einer lateralen und medialen; der dorsale Theil des Mesoderms ist in der bekannten Weise segmentirt und bildet die Urwirbel, der ventrale ist unsegmentirt und bildet die Seitenplatten. An Schnitten, welche, wie der abgebildete, durch die Mitte eines Urwirbels gelegt sind, ist von dieser Scheidung nichts zu sehen, da die beiden Wände des Urwirbels sich kontinuirlich in die beiden Seitenplatten fortsetzen. Verfolgt man aber die Serie genau, so überzeugt man sich, dass die Urwirbel bis zu der mit *ug* bezeichneten Stelle nach abwärts reichen. Die Bestimmung dieser ventralen Urwirbelgrenze ist, wie wir sehen werden, für das Verständnis einiger späterer Vorgänge von Wichtigkeit. Die Urwirbel reichen also sehr weit unter die ventrale Chordafläche nach abwärts. Die dorsale Urwirbelgrenze oder Urwirbelkante (*uk*), an welcher die beiden Lamellen des Urwirbels in einander umbiegen, liegt ungefähr an der Grenze zwischen mittlerem und unterem Drittel der Höhe des Medullarrohres. Die Urwirbel schließen eine spaltförmige Höhle, die Urwirbelhöhle (*uh*), ein, deren größte Weite beiläufig der Höhe eines Zellkernes entspricht und die sich ventralwärts rasch verschmälert, um bald ganz zu verschwinden. Die Seitenplatten fassen, obwohl ihre Scheidung in zwei Lamellen sehr deutlich hervortritt (*sp*), doch keinen Hohlraum zwischen sich. Es besteht also zu dieser Zeit bloß eine dorsale Leibeshöhle, die in derselben Weise wie der dorsale Theil des Mesoderms eine scharf ausgeprägte Metamerie zur Schau trägt. Diese Thatsache ist in Anbetracht der Verhältnisse, welche Amphioxus darbietet, von großer Bedeutung.

Die beiden Lamellen des Mesoderms, und zwar sowohl der Urwirbel als der Seitenplatten, bestehen aus einem einschichtigen Epithel, das dort, wo die Lamellen eine größere Dicke erreichen, wie in den Urwirbeln, aus hohen Cylinderzellen, wo sie dünn sind, wie in den Seitenplatten, aus mehr flachen Elementen zusammengesetzt ist. Es erscheint mir namentlich neueren Angaben gegenüber von Wichtigkeit, mit Nachdruck zu betonen, dass die beiden Lamellen des Mesoderms nirgends — auch dort nicht, wo das Epithel die größte Höhe erreicht — mehrschichtig sind. An Schnitten, welche

nicht genau durch die Mitte eines Urwirbels gelegt sind, welche also auch nicht mehr ganz senkrecht auf der medialen und lateralen Wand derselben stehen, gewinnt es allerdings oft den Anschein, als ob die Wand mehrschichtig wäre; doch ist dies, wie gesagt, sicher nicht der Fall. Die mediale Wand des Urwirbels, die sich dem Medullarrohr, der Chorda und einem Theil des Darmes anlegt, ist erheblich dicker als die laterale (Fig. 1). Rechts und links neben der Chorda finden sich zwei kleine, dreieckige, zellenfreie Räume.

In den Wänden der Urwirbel und in den Seitenplatten sieht man sehr zahlreiche Theilungsfiguren, deren Achsen durchwegs parallel oder nur wenig geneigt zur Oberfläche der Lamellen stehen. Die Zellen vermehren sich also im Sinne des Flächenwachsthums der Lamellen und diese bewahren dadurch ihre Einschichtigkeit. Die meisten Kerne liegen ungefähr in halber Höhe der Zellen.

Die Urwirbel nehmen von vorn nach hinten an Länge und Höhe ab; die Urwirbelhöhle wird dabei kleiner und sinkt schließlich auf einen schmalen, oft nur an einem einzigen Schnitte sichtbaren Spaltraum herab. Unmittelbar hinter der Urwirbelregion bleibt zunächst noch eine Strecke weit die Zusammensetzung des Mesoderms aus zwei Lamellen erhalten, gegen die Schwanzknospen ist aber davon nichts mehr wahrzunehmen und es nimmt zugleich der ventrale Abschnitt des Mesoderms, der sich als von den Seitenplatten fortgesetzt darstellt, an Dicke zu.

Wie sich das Mesoderm im Vorderkopfe verhält, soll hier nicht erörtert werden; eine genaue Beschreibung wäre auch ohne erläuternde Abbildungen nicht durchführbar. Ich werde nur im Anschlusse an die Beschreibung einiger älterer Stadien ein paar Worte über die van Wijhe'schen Kopfsomite sagen.

Ich habe nur noch einige Bemerkungen über das Verhalten des Entoderms im Bereiche des Rumpfes und über die Chorda beizufügen. Das Entoderm ist in der Gegend, der der abgebildete Schnitt entnommen ist, und auch noch etwas weiter hinten eine einschichtige, mäßig dicke Platte kubischer oder kurz prismatischer Zellen. Nach vorn und hinten nimmt diese Platte an Dicke zu, indem die Zellen zu hohen Cylinderzellen auswachsen; am dicksten ist sie im Bereiche der Schwanzknospen. Die Chorda stellt einen drehrunden Strang dar, der sich in nahezu gleicher Dicke durch die ganze Länge des Körpers erstreckt; nur im Vorderkopf ist sie erheblich dünner. Die Kerne der Chordazellen sind groß, kugelig oder oval, enthalten meist ein scharf kontourirtes Kernkörperchen und liegen der Achse

der Chorda benachbart. Das Protoplasma enthält im äußeren Theile zahlreiche kleine Dotterkörnchen und überdies Vacuolen mit hellem, homogenem Inhalt (s. die Figur). Nur an den beiden Enden der Chorda fehlen die Vacuolen und die Kerne sind mehr gleichmäßig vertheilt. An Längsschnitten überzeugt man sich leicht, dass die Chordazellen eigentlich dünne, quergestellte Platten vorstellen und dass im Rumpf, in der Richtung von hinten nach vorn, die Dotterkörnchen in den Dotterzellen ab- und die Vacuolen zunehmen. Die Querstellung der Chordazellen ist eine Eigenthümlichkeit, die, mit nur geringen Modifikationen, allen Wirbelthieren gemeinsam ist; nur bei den Säugethieren ist sie, wohl in Zusammenhang mit der geringen Entwicklung der Chorda überhaupt, mehr verwischt, aber auch hier in bestimmten Stadien ganz deutlich erkennbar.

Balfour giebt vom Mesoderm seiner Stadien *F* und *G* eine kurze, im Allgemeinen ziemlich zutreffende Beschreibung. Das Bild, welches er von einem Schnitt durch das Caudalende eines Embryo aus dem Stadium *H* giebt (Fig. 1 Taf. X), ist in vielfacher Hinsicht meiner Fig. 1 Taf. X ähnlich. Die Bemerkungen jedoch, die er daran in Beziehung auf die Leibeshöhle knüpft, sind nicht richtig. Er sagt: »From the very first this cavity is more or less clearly divided into two distinct parts; one of them in the vertebral portion of the plates of mesoblast, the other in the parietal« (pag. 105). Dagegen ist zu bemerken, dass die Leibeshöhle Anfangs, und zwar durch eine ganz geraume Zeit, ausschließlich auf die Urwirbel beschränkt ist und daher Anfangs ähnlich wie beim Amphioxus eine Segmentirung zur Schau trägt. Der Irrthum Balfour's erklärt sich vielleicht einerseits daraus, dass er die Grenze zwischen Urwirbel und Seitenplatten nicht an der richtigen Stelle gezogen hat, andererseits daraus, dass er von einem zu späten Stadium ausgegangen ist.

Ganz richtig hat unlängst Ziegler die Leibeshöhlenverhältnisse jüngerer Embryonen beschrieben. Er giebt an, dass das Mesoderm »aus zwei einfachen Epithellamellen besteht, die im Bereiche des Ursegmentes (soll richtiger heißen: Urwirbels) einen schmalen Hohlraum umschließen; im Bereiche der Seitenplatten sind dieselben noch nicht durch eine Leibeshöhle getrennt«.

Der nächste Embryo hatte siebzehn Urwirbel. Der allgemeine Entwicklungszustand war dem entsprechend von dem des vorigen nicht wesentlich verschieden. Die primären Augenblasen waren etwas größer, das Medullarrohr in der ganzen Länge geschlossen, die Schwanzknospen hatten begonnen, mit ihren Rändern zu ver-

wachsen und dadurch den Enddarm ventralwärts zum Abschlusse zu bringen. Da jede Schwanzknospe ein kleines Divertikel enthält, muss nach der Verwachsung ihrer Ränder der Enddarm ein zweilappiges Lumen zeigen (vgl. BALFOUR, Taf. X Fig. 2). Mit diesem Theile des Enddarmes tritt der Canalis neurentericus in Verbindung. Kiemenfurchen waren auch bei diesem Embryo noch nicht zur Ausbildung gelangt; jedoch zeigte der Vorderdarm an der Stelle, wo sehr bald darauf die erste innere Kiemenfurche erscheint, eine Erweiterung, die aber noch nicht so beträchtlich war, dass das Entoderm mit dem Ektoderm in Berührung kam. Von Herz- und Gefäßanlagen war eben so wenig etwas zu sehen wie früher.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 2 Taf. X) geht durch den dritten Urwirbel. Ganz ähnliche Bilder erhält man auch von den Schnitten durch die zwei oder drei nächstfolgenden Urwirbel. Zwei Eigenthümlichkeiten sind es, die uns hier am Mesoderm entgegentreten: erstens sehen wir, dass diejenigen Zellen der medialen Lamelle des Urwirbels, welche der Chorda benachbart liegen, durch Schwund der Dotterkörnchen eine hellere Beschaffenheit annehmen und ihre, sich in der Regel etwas schwächer tingirenden, auf dem Querschnitte rundlichen Kerne ein schärfer kontourirtes Chromatinkorn enthalten; zweitens machen sich etwas geänderte Verhältnisse der Leibeshöhle bemerkbar. Während sich nämlich früher die Leibeshöhle bis in die dorsalen Theile der Urwirbel nach aufwärts erstreckte, finden wir, dass sich jetzt die beiden Lamellen des Mesoderms in der dorsalen Hälfte oder dem dorsalen Drittel der Urwirbel so innig an einander gelegt haben, dass dadurch die Leibeshöhle hier zum Schwunde gebracht worden ist. Dafür erstreckt sie sich aber weiter nach abwärts. An mehreren Schnitten bemerkt man auch einzelne unregelmäßige Spalträume zwischen den beiden Lamellen der Seitenplatten. Verfolgt man die Serie weiter nach hinten, so begegnet man vom sechsten bis siebenten Urwirbel an wesentlich denselben Verhältnissen wie früher. Hier zeigt also auch die Leibeshöhle dieselben Beziehungen, welche wir an der Fig. 1 kennen gelernt haben.

Auch am Entoderm macht sich in diesem Stadium eine Eigenthümlichkeit bemerkbar. Wir sehen hier unmittelbar unter der Chorda eine Leiste (*hy*), die eine solide Wucherung des Entoderms darstellt und die erste Anlage der H y p o c h o r d a (Subchorda, subchordaler Strang, subnotochordal rod) bildet. Diese Leiste beginnt im vorliegenden Stadium am Vorderende des dritten Urwirbels und erstreckt sich, allmählich niedriger werdend, bis zum sechsten oder

siebenten Urwirbel nach hinten. Zwischen je zwei Urwirbeln ist die Leiste unterbrochen und das Entoderm zeigt hier dasselbe Verhalten wie in Fig. 1. Es spricht dies für eine metamerische Anlage der Hypochorda. Ich muss übrigens bemerken, dass dies die einzige Serie ist, an welcher diese Metamerie der ersten Anlage zu sehen ist; bei einem nur um ein Geringes älteren Embryo, einem Embryo mit achtzehn Urwirbeln, ist die Hypochorda nur noch an ihrem Hinterende segmentirt, während sie vorn kontinuirlich ist; indessen ist ein Rest der anfänglichen Metamerie auch vorn noch in so fern zu erkennen, als die Leiste in den vertebralen Abschnitten merklich höher ist als in den intervertebralen. Die Leiste wächst übrigens sehr rasch in die Länge, so dass sie sich an dem erwähnten Embryo mit achtzehn Urwirbeln schon über sieben Segmente erstreckt.

Im Stadium mit achtzehn Urwirbeln macht sich die erste innere Kiemenfurche bemerkbar. Vorbereitet war ihre Bildung schon im vorhergehenden Stadium durch die erwähnte Erweiterung des Vorderdarmes. Während sich aber früher noch eine, wenngleich sehr dünne Mesodermschicht zwischen Haut und Darm einschob, ist dieselbe bei Embryonen mit achtzehn Urwirbeln geschwunden und das Entoderm legt sich nun dicht an das Ektoderm an. Die Kiemenfurche zeigt aber zu dieser Zeit noch keine sehr scharfe Begrenzung.

Es ist hier wohl der Ort, einige Worte über das Auftreten der Kiemenfurchen zu sagen. Ich habe notirt:

a) Bei Embryonen mit 18 Urwirbeln erscheint die erste innere Kiemenfurche.

b) Bei Embryonen mit 23—24 Urwirbeln ist die erste innere Kiemenfurche scharf begrenzt und die zweite in Bildung begriffen.

c) Bei Embryonen mit 26—27 Urwirbeln ist die zweite innere Kiemenfurche gut ausgebildet und scharf begrenzt.

d) Bei Embryonen mit 31—32 Urwirbeln ist die dritte Kiemenfurche angedeutet, erreicht aber das Ektoderm noch nicht.

e) Bei Embryonen mit 34—36 Urwirbeln ist die dritte Kiemenfurche gut entwickelt.

f) Bei Embryonen mit 38—40 Urwirbeln sind drei scharf begrenzte innere Kiemenfurchen vorhanden und die vierte in Bildung.

g) Bei Embryonen mit 45—46 Urwirbeln ist die vierte innere Kiemenfurche scharf begrenzt; die zweite im Durchbruch begriffen.

h) Bei Embryonen mit 54—56 Urwirbeln ist die fünfte Kiemenfurche angedeutet; die zweite durchgebrochen, die erste und dritte im Durchbruch begriffen.

i) Bei Embryonen mit 66—68 Urwirbeln sind fünf scharf begrenzte Kiemenfurchen vorhanden, die sechste in Bildung; die erste, zweite und dritte durchgebrochen, also Spalten; die vierte im Durchbruch begriffen.

k) Bei Embryonen mit 74 Urwirbeln ist die sechste Kiemenfurche scharf begrenzt; am zweiten, dritten und vierten Kiemenbogen beginnt die Bildung der Kiemenfäden; die ersten vier Kiemenfurchen sind durchgebrochen; die fünfte im Durchbruch begriffen.

Über die Bildung der Kiemenfäden bemerke ich, dass dieselbe am zweiten Kiemenbogen (Hyoidbogen) beginnt und allmählich nach hinten weiter schreitet; erst nachdem am sechsten Bogen die Kiemenfäden aufgetreten sind, erscheint am ersten die Spritzlochkieme, die — wenigstens an den ältesten von mir bisher untersuchten Pristiurus-Embryonen — nur aus vier Fäden besteht. An jedem Kiemenbogen erscheinen die mittleren Fäden zuerst; daran reihen sich dorsal- und ventralwärts die nächstfolgenden. Daher kommt es, dass stets die mittleren Fäden eines Bogens die längsten sind. Jeder Kiemenfaden stellt im Beginn seiner Bildung ein kleines rundliches Knötchen dar. Von den Kiemenfurchen bricht zuerst die zweite durch, dann die dritte, dann die erste[1], dann die vierte, und schließlich der Reihe nach die letzten.

Meine Angaben weichen sehr erheblich von denen Balfour's ab; so sollen nach Balfour bei Embryonen mit 38 Urwirbeln (Stadium *H*) nur zwei, bei Embryonen mit 46 Urwirbeln (Stadium *I*) nur drei Kiemenfurchen vorhanden sein. Übrigens ist Balfour's Charakteristik der einzelnen Stadien noch in vielen anderen Beziehungen unverlässlich. So verlegt er z. B. die Bildung der Linsengrube in sein Stadium *H*, ja er zeichnet sogar an dem betreffenden Embryo die Öffnung dieser Grube. Nun ist aber, abgesehen davon, dass Embryonen mit 38 Urwirbeln nicht zwei, sondern drei scharf begrenzte Kiemenfurchen und die vierte in Bildung zeigen, auch bei Embryonen mit drei, geschweige denn mit zwei Kiemenfurchen noch nicht die geringste Spur einer Linsenanlage vorhanden. Eine solche erscheint erst nach dem Auftreten der vierten Kiemenfurche und stellt bei Embryonen mit 48—50 Urwirbeln nur eine Verdickung des Ektoderms über den primären Augenblasen vor; erst bei Embryonen mit etwa 52—54 Urwirbeln entsteht eine Einstülpung dieses verdickten Epithels und erst bei Embryonen mit 66 Urwirbeln ist die Abschnürung vollendet. — In dasselbe Stadium *H* verlegt Balfour die Bildung des Gehör-

[1] Vielleicht auch dritte und erste gleichzeitig.

bläschens; er sagt, es stelle zu dieser Zeit »a shallow pit in the external skin on each side of the hind-brain« dar. Nun entsteht die erste Einsenkung des schon früher verdickten Epithels allerdings erst bei Embryonen mit zwei inneren Kiemenfurchen, aber nicht erst im Stadium mit 38, sondern schon im Stadium mit 26 Urwirbeln. Dass BALFOUR die Urwirbel nicht etwa nach beiläufiger Schätzung eingezeichnet hat, geht daraus hervor, dass er im Text ausdrücklich auf die Zahl derselben verweist. — Auch die Hypochorda soll in diesem Stadium entstehen (vgl. Monographie, pag. 228), während wir gesehen haben, dass sie schon im Stadium mit 17 Urwirbeln in die Erscheinung tritt, also entsprechend dem Stadium *G* BALFOUR's. — In das Stadium *H* verlegt BALFOUR ferner auch die Bildung des Herzens; er sagt: »the first rudiment of the heart becomes visible during this stage as a cavity between the mesoblast of the splanchnopleure and the hypoblast« (pag. 76). Nun entsteht aber das Herz bald nach der Ausbildung der ersten Kiemenfurche und ist bei Embryonen mit 38 Urwirbeln schon weit entwickelt, die beiden Anfangs getrennten Perikardialhöhlen sind längst vereinigt und das Herz hängt an einem ansehnlichen dorsalen Mesocardium.

Nicht genauer sind BALFOUR's Angaben über die folgenden Stadien. So zeigt uns das Stadium *I* einen Embryo mit drei Kiemenfurchen und 46 Urwirbeln. Embryonen mit 46 Urwirbeln haben aber stets vier scharf begrenzte innere Kiemenfurchen. In der Charakteristik dieses Stadiums heißt es: »the involution of the lens has made considerable progress«. Bei Embryonen mit 46 Urwirbeln ist aber, wie oben erwähnt wurde, noch keine Spur einer Linseneinstülpung vorhanden. In diesem Stadium soll auch die Leber entstehen (pag. 226), eine Angabe, die ebenfalls unrichtig ist.

Das nächste Stadium *K* ist im Vergleich mit dem vorhergehenden so weit entwickelt, dass sich schon VAN WIJHE veranlasst gesehen hat, hier ein Stadium *J* einzuschalten. Aus verschiedenen Angaben schließe ich, dass der als Repräsentant dieses Stadiums abgebildete Embryo zum mindesten 70, wahrscheinlich aber 74—76 Urwirbel besessen hat. Andere Angaben (z. B. über die hinteren Kardinalvenen [pag. 234], den »interrenal body« [pag. 246] u. a.) lassen eine noch größere Zahl vermuthen. Nichtsdestoweniger soll dieser Embryo erst vier Kiemenfurchen besessen haben; aber schon die Angabe, dass alle diese Kiemenfurchen durchgebrochen waren, also Spalten darstellten, beweist, dass die erstere Angabe unrichtig ist. Denn bei Embryonen mit vier Kiemenfurchen ist höchstens

die zweite durchgebrochen. BALFOUR ist später selbst zur Erkenntnis gekommen, dass seine Beschreibung der Stadien *K* und *L* »a little inaccurate with reference to the number of the visceral clefts« sei, wie er in einer Anmerkung gegen Schluss seiner Monographie hervorhebt (pag. 211).

Ich könnte diese Kritik noch weiter fortsetzen, doch scheint mir, dass das Gesagte genügen dürfte, um zu zeigen, dass es nicht ganz unbedenklich ist, den Angaben BALFOUR's so blind zu folgen, wie dies bisher geschehen ist. Da man sich mehr und mehr daran gewöhnt hat, den Werth einer Arbeit über Selachierentwicklung nach der Stellung zu bemessen, die sie zur Monographie BALFOUR's einnimmt, so muss ich fürchten, dass man meinen Angaben mit großem Misstrauen begegnen werde. Es scheint mir, dass sich die Angaben BALFOUR's zum Theil aus seinen Methoden erklären lassen. Die Charakteristik der Stadien *G*, *H* und *I* scheint er ausschließlich nach der Beobachtung am lebenden Objekt gegeben zu haben; dabei kann aber, wie ich mich selbst überzeugt habe, Vieles der Aufmerksamkeit entgehen. Die Charakteristik der folgenden Stadien hat BALFOUR hauptsächlich, wenn nicht ausschließlich, nach Embryonen gegeben, die in Chromsäure gehärtet waren; aber auch eine solche Methode ist durchaus unverlässlich. Ferner scheint BALFOUR nur eine sehr geringe Zahl der zu den Schnittserien verwendeten Embryonen zuvor in toto untersucht zu haben; bei der damaligen Technik werden wohl auch seine Serien zum großen Theil unvollständig gewesen sein; da nun z. B. die hinteren Kiemenfurchen während und kurze Zeit nach ihrer Bildung oft nur an einem oder ein paar Schnitten zu sehen sind, konnte es leicht geschehen, dass sie von BALFOUR übersehen und nun die Embryonen für jünger gehalten wurden, als sie thatsächlich waren.

Was meine eigenen Angaben betrifft, so habe ich sie folgendermaßen gewonnen. Nachdem die Embryonen in der später zu erwähnenden Art gehärtet und gefärbt waren, wurden sie in Nelkenöl aufgehellt und in toto untersucht; dann wurden sie aus dem Nelkenöl in eine Mischung von Nelkenöl und Alkohol und allmählich in reinen Alkohol gebracht, darauf in der bekannten Weise langsam mit Chloroform durchtränkt, in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Notizen, die ich mir bei der Beobachtung der in Nelkenöl aufgehellten Embryonen gemacht hatte, wurden nun an den Schnittserien, die natürlich lückenlos sein mussten, genau kontrollirt. Man erlangt bald eine solche Übung, dass ein Fehler so gut wie ausgeschlossen erscheint.

Außerdem habe ich mir, wenigstens in den ersten zwei Jahren der Untersuchung, von fast jedem Embryo vor dem Schneiden eine Skizze angefertigt und endlich habe ich eine Anzahl von Embryonen bei auffallendem Lichte genau gezeichnet und mir so eine bequem zu handhabende Embryonentafel angelegt.

Einige meiner Angaben weichen etwas von denen DOHRN's ab; doch betrifft dies nur untergeordnete Punkte. So sind auf den, der Arbeit DOHRN's über die Entstehung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier[1] beigegebenen Tafeln an der Spritzlochkieme fünf bis sechs Fäden gezeichnet; ich gebe zu, dass dies für die seiner Untersuchung zu Grunde gelegten Embryonen gilt. Wie oben erwähnt, hatten die ältesten bisher von mir untersuchten Pristiurus-Embryonen nur vier Fäden. Ferner heißt es in der Arbeit über die Entwicklung der Kiemenbogen der Selachier[2], dass die ersten Kiemenfäden »am ersten wahren Kiemenbogen« auftreten. Dies ist nicht richtig; wie oben erwähnt wurde, beginnt die Bildung der Kiemenfäden am Hyoidbogen. Über das gegenseitige Verhältnis zwischen Urwirbelzahl und Zahl der Kiemenfurchen und -Spalten hat DOHRN keine Beobachtungen angestellt.

Ich kehre nun wieder zur Beschreibung der einzelnen Stadien zurück. In der Zeit, welche zwischen der Bildung des 18. und des 26. oder 27. Urwirbels liegt, ereignet sich am Mesoderm des Rumpfes nichts, was nicht auch eben so gut in späteren Stadien zu beobachten wäre, und ich will daher einstweilen von der Beschreibnng der betreffenden Vorgänge absehen. Dagegen kann ich nicht umhin, einige andere Vorgänge, die sich in der genannten Zeit am Vorderende des Embryo abspielen, einer kurzen Besprechung zu unterziehen; es sind dies 1) die Entstehung der Nerven; 2) die Bildung des Herzens; und 3) das Auftreten der sogenannten vorderen Kopfsomite VAN WIJHE's. Die Beschreibung dieser Vorgänge gehört allerdings streng genommen nicht in den Rahmen der vorliegenden Abhandlung, indessen glaube ich deren Erörterung durch das allgemeine Interesse, das ihnen zukommt, entschuldigen zu dürfen. Eine genaue, mit Abbildungen versehene Beschreibung soll erst in meiner Arbeit über die Entwicklung des Wirbelthierkopfes gegeben werden und ich hoffe, bis dahin auch die jetzt noch bestehenden Lücken ausfüllen zu können.

Wie schon VAN WIJHE ganz richtig angegeben hat, entwickeln sich die Nerven der Reihe nach von vorn nach hinten. Der erste

[1] Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. VI. 1896.
[2] Mittheilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. V. 1884.

Nerv, der zur Entwicklung kommt, ist der Trigeminus; er entsteht im Stadium mit 18 Urwirbeln. Im Stadium mit 20—21 Urwirbeln entsteht der Acusticofacialis, im Stadium mit 23—24 Urwirbeln der Glossopharyngeus und dann entwickeln sich der Reihe nach der Vagus und die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven. Der Trigeminus entsteht als ein mächtiger Auswuchs von der dorsalen Kante des Gehirns; er bildet bald nach seiner Entstehung eine langgezogene, nach hinten an Dicke zunehmende Platte, deren dorsaler Rand mit der dorsalen Kante des Gehirns zusammenhängt. Diese Platte beginnt am Mittelhirn in geringer Entfernung hinter der Stelle, an welcher später die Epiphysis entsteht und wo noch durch geraume Zeit das Medullarrohr mit dem Ektoderm verbunden ist, und erstreckt sich kontinuirlich nach rückwärts bis zum vorderen Theile des Hinterhirns. Sie umfasst höchst wahrscheinlich nicht bloß die Anlage des Trigeminus, sondern auch die Anlagen des Oculomotorius und Trochlearis. van Wijhe lässt die Platte (»Nervenleiste«) allmählich von vorn nach hinten schwinden und den hinteren, mit dem Hinterhirn zusammenhängenden Theil des Auswuchses zur Trigeminuswurzel werden. Ich finde aber, dass auch der vordere mit dem Mittelhirn verbundene Saum der Platte als ein Anfangs ziemlich mächtiger Strang, später aber als ungemein zarter, nur aus einer einzigen Zellreihe bestehender Faden erhalten bleibt und dass dieser Faden mit jenem, auf dem Querschnitte dreieckigen Theil der Trigeminusplatte in Verbindung tritt, welcher später zum Ciliarganglion wird. Dieser Faden ist Anfangs, so lange sich in den betreffenden Theil des Kopfes noch keine Mesodermzellen eingedrängt haben, zwischen Ektoderm und Gehirn nicht schwer zu verfolgen, später aber ist es nach den bisher von mir geübten Methoden nicht mehr möglich, ihn als gesondertes Gebilde wahrzunehmen. Da aber in noch späteren Stadien, sobald einmal die Nerven eine faserige Beschaffenheit angenommen haben, entsprechend der Richtung dieses Fadens der Oculomotorius und Trochlearis verlaufen, so glaube ich einiges Recht zu haben, den Faden in genetische Beziehung zu diesen Nerven zu bringen. Ferner darf ich aus einer Reihe von Beobachtungen, die ich nicht bloß an Selachiern, sondern auch an Vögeln und Säugethieren angestellt habe, schließen, dass die Oculomotoriuswurzel, die nach dem Gesagten Anfangs eben so wie die des Trochlearis aus der dorsalen Kante des Mittelhirns austreten musste, aus dieser Lage allmählich durch die Ausbildung der Pedunculusbahnen verdrängt und an die ventrale Seite verschoben wird.

Über die Entwicklung des Abducens besitze ich bisher keine Beobachtungen; ich kann ihn erst sehen, wenn er bereits eine faserige Beschaffenheit angenommen hat[1]. Die Entwicklung der Augenmuskelnerven gehört zu denjenigen Vorgängen, welche einer genauen Verfolgung die größten Schwierigkeiten entgegensetzen und man wird wohl, um einen nennenswerthen Erfolg zu erzielen, zu neuen Methoden greifen müssen.

Der Acusticofacialis tritt etwas später und in einigem Abstand von der Trigeminusanlage auf. Auch er entsteht als solider Auswuchs aus der dorsalen Kante des Medullarrohres. Noch im Stadium mit 18 Urwirbeln, wenn, wie erwähnt, der Trigeminus bereits in die Erscheinung getreten ist, kann man an derjenigen Stelle des Hinterhirns, aus welcher bald darauf der Acusticofacialis hervorwächst, nicht die geringste Spur einer Differenzirung wahrnehmen. Eine kontinuirliche »Nervenleiste«, aus deren vorderstem Ende der Trigeminus und aus deren nächstfolgender Strecke der Facialis hervorwachsen soll, kann ich zu keiner Zeit sehen. Auch VAN WIJHE hat keine gesehen; nichtsdestoweniger scheint er eine solche anzunehmen, denn nur so kann seine Angabe verstanden werden, »die Nervenleiste sei im Stadium *H* zwischen Trigeminus und Facialis schon abortirt[2]«.

Der Glossopharyngeus macht sich, wie erwähnt, zuerst bei Embryonen mit 23—24 Urwirbeln bemerkbar. Auch er wächst aus der dorsalen Kante des Medullarrohres hervor und ist vom Acusticofacialis gerade so wie dieser vom Trigeminus durch eine kleine Lücke getrennt. Zwischen Glossopharyngeus und Facialis findet sich bekanntlich die schon jetzt gut erkennbare Gehörplatte, die sich später zum Gehörbläschen einstülpt. Erst hinter dieser Stelle, also erst mit dem Glossopharyngeus, beginnt sich eine kontinuirliche Nerven- oder besser Ganglienleiste zu entwickeln. Es stellen sich also die beiden ersten

[1] Ich möchte hier einer Erwägung Raum geben, die mich schon lange beschäftigt und die ich der weiteren Verfolgung werth erachte. Bei allen Squaliden, namentlich deutlich bei Heptanchus, giebt sich der Sphincter palpebrarum als ein abgelöster und selbständig gewordener Theil des Adductor mandibulae zu erkennen, und er wird daher auch nicht, wie bei den höheren Thieren, wo er ein Produkt des Platysma, das wohl wenigstens zum Theil mit dem Constrictor superficialis zu vergleichen sein dürfte, ist, vom Facialis, sondern vom Trigeminus innervirt. Es wäre nun denkbar, dass auch der Rectus externus sich in sehr früher Zeit aus der primitiven Kaumuskulatur differenzirt hätte und damit der betreffende Zweig des Trigeminus ein selbständiger Nerv geworden wäre.

[2] l. c. pag. 20.

Nerven, Trigeminus und Acusticofacialis, entwicklungsgeschichtlich in so fern in einen gewissen Gegensatz zu den folgenden, als sie nicht von einer kontinuirlichen Leiste ihren Ursprung nehmen, sondern getrennt von einander aus der dorsalen Kante des Hirnrohres hervorwachsen. Dagegen stellen sich Glossopharyngeus und Vagus in eine Reihe mit den dorsalen Wurzeln der echten Spinalnerven, sowie ja auch die zum Hypoglossus[1] werdenden ventralen Wurzeln des Vagus entwicklungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch mit den ventralen Wurzeln der Spinalnerven verglichen werden müssen.

Die Nerven- oder Ganglienleiste wächst, wie schon Balfour richtig angegeben hat, ziemlich rasch von vorn nach hinten und aus ihr sprossen segmentweise in der gleichfalls schon von Balfour beschriebenen Art die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven hervor. Man kann diese Vorgänge ganz gut an meinen Figuren 3 und 4 Taf. X erkennen. Zunächst sieht man (Fig. 3), dass die dorsale Fläche des Medullarrohres, die früher (Fig. 2) ganz glatt war, rauh und uneben wird und sich etwas über die Umgebung hervorwölbt. Es ist dies die Folge eines lebhaften Wucherungsprocesses der das Medullarrohr dorsalwärts verschließenden Zellen; ganz gewöhnlich sieht man hier Theilungsfiguren in großer Menge und zwar vorwiegend solche, deren Achse senkrecht oder schief gegen das Ektoderm, also in der Richtung, in der die Wucherung erfolgt, gestellt ist. Die Zellen stehen hier häufig etwas lockerer, als in den Seitenhälften des Medullarrohres. Aus dieser Wucherung sprossen alsbald (Fig. 4) die Spinalnervenwurzeln hervor, die nun im innigen Anschlusse ans Medullarrohr nach abwärts wachsen. In sehr viel späteren Stadien, wenn sich die Ganglienleiste schon ganz zurückgebildet hat und der Zusammenhang der in die Ganglienanlagen eintretenden Nervenfasern mit dem Medullarrohr undeutlich geworden ist (vgl. auch Balfour), sieht man in der dorsalen Wand des Medullarrohres eine Reihe sehr großer, blasser, mit mächtigen runden Kernen versehener Zellen.

Ich hätte es für überflüssig gehalten, über die Entwicklung der hinteren Wurzeln der Spinalnerven auch nur ein Wort zu verlieren, wenn nicht vor Kurzem eine ausführliche Abhandlung über diesen Gegenstand erschienen wäre, welche eine ganz andere Ansicht vertritt. Es ist dies Beard's Abhandlung über die Entwicklung des

[1] Der Hypoglossus kommt, wie ich gegen Onodi bemerke, allen Squaliden zu.

peripherischen Nervensystems der Selachier und Vögel[1]. BEARD sucht den Nachweis zu liefern, dass die hinteren Wurzeln der Spinalnerven, sowie auch die Kopfnerven, nicht in der von BALFOUR und mir geschilderten Art aus der dorsalen Kante des Medullarrohres hervorwachsen, sondern dass sie sich, oder eigentlich die Ganglien, schon lange vor dem Verschlusse des Medullarrohres als gesonderte Zellmassen zu erkennen geben, welche an der Übergangsstelle zwischen Ektoderm und Medullarplatten gelegen sind; eine Abhängigkeit dieser Zellmassen von den Medullarplatten soll nicht vorhanden sein. Damit nähert sich BEARD der schon vor langer Zeit von HIS ausgesprochenen und erst in neuester Zeit wieder lebhaft vertheidigten Auffassung. Als ich BEARD's Abhandlung in die Hand bekam, musste ich mir die Möglichkeit vor Augen halten, dass ich einen principiell vielleicht sehr wichtigen Vorgang übersehen habe. Ich nahm daher meine Serien wieder vor und fertigte auch zahlreiche neue durch Embryonen mit noch offener Medullarrinne an. Ich überzeugte mich dabei auf das allerbestimmteste, dass BEARD's Angaben den Thatsachen widersprechen. BEARD hilft sich über gegentheilige Angaben zwar dadurch hinweg, dass er z. B. erklärt, meine von O. HERTWIG wiedergegebenen Figuren gehören »among the most incorrect, that have been published till now on this matter«. Ich mache daher den Vorschlag, BEARD möge auf einem der nächsten Anatomenkongresse seine Präparate neben den meinigen demonstriren; es muss aber dabei, wie ich ausdrücklich hervorhebe, jedem Beschauer gestattet sein, die Serien zu verschieben und es darf Niemand gezwungen werden, sich auf das gerade eingestellte Präparat zu beschränken; denn sonst könnte irgend ein zufälliger Riss im Präparat als ein normales Vorkommnis ausgegeben werden.

BEARD's Untersuchungen laufen darauf hinaus, die Homologie der Spinalganglien der Wirbelthiere mit den Parapodialganglien der Anneliden zu beweisen; dieser Beweis kann aber nur erbracht werden, wenn gezeigt wird, dass die Spinalganglien nicht aus dem Medullarrohr hervorwachsen, sondern selbständig aus dem Ektoderm entstehen. —

Was die Entwicklung des Herzens betrifft, so haben meine Untersuchungen, obwohl sie schon seit drei Jahren darauf gerichtet sind, bisher noch zu keinem befriedigenden Abschlusse geführt.

---

[1] J. BEARD, The development of the peripheral Nervous system of Vertebrates. Quart. Journ. of micr. science. Bd. XXIX. 1888.

Es gilt dies hauptsächlich in Beziehung auf die Frage nach dem Ursprung des Endothels, während andere, z. Th. principiell wichtige Fragen relativ leicht zu erledigen sind. Indessen erlauben mir meine Untersuchungen doch, mir über die zahlreichen Angaben aus neuerer Zeit ein eigenes Urtheil zu bilden.

Vor Allem handelt es sich darum, die Zeit der Herzbildung genau festzustellen und ich glaube in dieser Hinsicht nicht fehlzugehen, wenn ich das Stadium mit 21—22 Urwirbeln als erstes Stadium der Herzentwicklung bezeichne. Aber schon viel früher, nämlich schon bei Embryonen mit 18 Urwirbeln, sieht man Zellen, welche ganz zweifellos später zu Endothelzellen werden. Diese Zellen liegen rechts und links am Dotterstiel, zwischen Entoderm und visceraler Seitenplatte. Woher sie stammen, kann ich nicht mit Sicherheit angeben. Mehrere meiner Schnitte scheinen es ganz außer Zweifel zu stellen, dass sie von den Elementen der visceralen Seitenplatten stammen, indessen kann ich doch die Möglichkeit, dass sie von der Oberfläche des Dotters eingewandert sind, nicht ganz ausschließen. Zwischen den beiden Seitenplatten findet sich in der Gegend, wo diese Zellen gelegen sind, eine enge spaltförmige Höhle. — Diese ersten Endothelzellen hat schon RÜCKERT[1] bei Torpedo gesehen und abgebildet[2]. Das Stadium RÜCKERT's war aber, wie aus der größeren Zahl der Zellen und der Weite der Perikardialhöhle hervorgeht, etwas älter als das Stadium, auf das sich meine Angaben beziehen.

Vielleicht dürfte sich die ganze Frage nach dem Ursprung des Endothels des Herzens und der Gefäße um die Frage drehen, woher die erwähnten Zellen stammen. Sagittalschnittserien durch Embryonen mit 21 und 22 Urwirbeln lassen es wahrscheinlich erscheinen, dass diese Zellen bei ihrer Proliferation Stränge bilden, welche, indem sie nach vorn wachsen, die Vorderwand des Dotterstiels umgreifen und an der ventralen Wand des Vorderdarmes sich zur Bildung des Herzens vereinigen. In einem etwas späteren Stadium, bei Embryonen mit 23—24 Urwirbeln, sieht man an Querschnittserien, dass sich die erwähnten Zellen, die ich mit RÜCKERT als »Gefäßzellen« bezeichnen will, an einen medianen Zellenwulst der ventralen Wand des Vorderdarmes so innig anlegen, dass es den Anschein gewinnt, als ob sie zum Theil aus diesem Zellenwulst

[1] J. RÜCKERT, Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefäßstämme bei Selachierembryonen. Biol. Centralbl. Bd. VIII. 1888.

[2] l. c. pag. 390. Fig. 1.

entstünden. In der That leitet auch Rückert einen Theil der Endothelzellen des Herzens von den Zellen dieses Wulstes ab. Ich halte indessen seine betreffenden Zeichnungen[1] nicht für beweisend; wenigstens glaube ich an einer besonders schönen Serie überall eine deutliche Grenze zwischen den Gefäßzellen und dem Wulst zu sehen. Es müsste sich, wie mir scheint, diese Frage an Horizontalschnittserien ziemlich leicht entscheiden lassen; solche stehen mir aber von diesen Stadien bisher noch nicht zu Gebote.

Die Endothelzellen des Herzens bilden Anfangs einen ziemlich unregelmäßigen Zellhaufen, in welchem bei Embryonen mit 26 Urwirbeln Hohlräume aufzutreten beginnen, die immer zahlreicher und größer werden, sodann mit einander zu größeren Räumen und schließlich zur einheitlichen Herzhöhle konfluiren. Es ist interessant, dass sich eine einheitliche Herzhöhle erst relativ spät, jedenfalls erst nach der Bildung der Aorten und nicht vor der Entstehung des 30. Urwirbels ausbildet. Ob indessen ursprünglich zwei getrennte Herzhöhlen vorhanden sind, kann ich nicht sagen; im Stadium mit 26—27 Urwirbeln macht es zwar zuweilen den Eindruck, als ob das Endothelrohr des Herzens paarig wäre, in den meisten Fällen jedoch sieht man auf Schnitten nicht zwei, sondern mehrere Lumina.

Hinsichtlich der Entwicklung der Gefäße halte ich, so lange nicht viel bessere und zwingendere Gründe dagegen angeführt werden können als bisher, an dem Satze fest, dass Endothel stets aus Endothel hervorgeht. Rückert sucht wahrscheinlich zu machen, dass die Endothelien der großen Gefäße des Kopfes und Rumpfes »aus zwei verschiedenen Quellen hervorgehen, aus dem Entoblast der Darmwandung und dem den Darm umhüllenden Mesoblast. Im Bereiche des Mesoblast hinwiederum lässt sich ein Austritt von gefäßbildenden Zellen (‚Gefäßzellen‘) sowohl aus den Somiten als namentlich aus dem unsegmentirten ventralen Mesoblast (Seitenplatten) verfolgen[2]«. — Es ist für mich, ohne Abbildungen zu bringen, schwer, gegen diese Ansicht, die ich nicht theilen kann, Stellung zu nehmen. Ich möchte daher nur auf die Schwierigkeit hinweisen, junge, eben in Bildung begriffene Gefäße in einer Querschnittserie auf größere Strecken zu verfolgen. Solche Gefäße stellen sehr zarte, oft nur aus einer einzigen Reihe mehr oder weniger langgestreckter Zellen bestehende Fäden dar, die sich allmählich aushöhlen. Sind

[1] l. c. pag. 392. Fig. 5 und 6.
[2] l. c. pag. 425.

solche Fäden oder Stränge noch nicht ausgehöhlt oder sind sie, obwohl sie bereits ausgehöhlt waren, wieder kollabirt, so kommt man, wenn man sich nicht die Mühe nimmt, eine sehr große Zahl von Schnitten zu zeichnen und die Bilder mit einander zu vergleichen, leicht in Gefahr, Gefäßdurchschnitte für Mesodermzellen zu halten. Dies ist meiner Überzeugung nach RÜCKERT und namentlich PAUL MAYER[1] wiederholt passirt. Auch ist zu beachten, dass ein Querschnitt eines jungen Gefäßes, wenn er gerade zwischen zwei Zellkernen hindurchgeht, kernlos sein kann, und wenn nun ein solches Gefäß noch dazu kollabirt ist oder ein sehr enges Lumen besitzt, so hat man im Schnitt häufig nur ein ganz kleines, kernloses, allenfalls mit einigen Dotterkörnchen durchsetztes Klümpchen vor sich, das ganz bedeutungslos zu sein scheint und der Aufmerksamkeit leicht ganz entgeht. Ich kann dies an sehr zahlreichen Präparaten demonstriren. Ich habe die erste Entwicklung der Gefäße namentlich an den Aorten wiederholt genau verfolgt und es ist mir kein Fall erinnerlich, der mich an der Überzeugung irre gemacht hätte, dass neue Endothelien immer nur aus bereits bestehenden ihren Ursprung nehmen.

BALFOUR ist über die Zeit der Entstehung des Herzens im Unklaren geblieben. Ich habe oben nach der von BALFOUR gegebenen allgemeinen Charakteristik der Embryonen angeführt, dass er die Bildung des Herzens in das Stadium *H* verlegt[2]. Bald darauf verlegt er sie aber in das Stadium *G*[3] und beschreibt sie fast mit denselben Worten wie früher vom Stadium *H*. Eben so verlegt er später bei der speciellen Beschreibung der Herzentwicklung »the first trace of the heart« in das Stadium *G*[4], verweist aber dabei auf eine Figur, welche, wie die Tafelerklärung sagt, einem Pristiurusembryo aus dem Studium *H* entnommen ist. — Die Angaben PAUL MAYER's sind fast durchwegs vieldeutig und halten sich jede Möglichkeit offen; dabei sind sie reichlich mit theoretischen Erörterungen durchsetzt, die zwar, wie ich nach der ganzen Art der Darstellung vermuthe, geistreich sein sollen, aber die Sache in keiner Weise fördern. — Die Beschreibung, welche RÜCKERT giebt, lässt sofort erkennen, dass jedem Wort eine Beobachtung zu Grunde liegt, und

[1] PAUL MAYER, Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitth. der Zool. Station zu Neapel. Bd. VII.

[2] Monographie. pag. 76.

[3] pag. 109. [4] pag. 230.

wenn ich mich auch mit der Deutung seiner Beobachtungen nicht einverstanden erklären kann, so muss doch die Gewissenhaftigkeit und Sorgfalt seiner Untersuchungen rühmend hervorgehoben werden.

Ich komme nun zu einem principiell sehr wichtigen Gegenstand, nämlich zur Frage nach der Entwicklung und Bedeutung der sogenannten Kopfsomite. Diese Frage ist eigentlich schon von BALFOUR angeregt worden, aber bestimmt formulirt wurde sie erst von VAN WIJHE in seiner bekannten Arbeit über die Mesodermsegmente und Nerven des Selachierkopfes. Es kann nicht meine Absicht sein, diese Frage hier nach ihrem ganzen Umfange zu behandeln, sondern ich will mich auf die Mittheilung einiger Beobachtungen beschränken, die, wie mir scheint, mit Nothwendigkeit zu einer von der bisherigen wesentlich verschiedenen Auffassung führen müssen.

Ich theile die Kopfsomite ein in vordere oder proximale und hintere oder distale. Unter letzteren verstehe ich diejenigen, welche hinter jener Stelle, an der sich das Gehörbläschen bildet, gelegen sind, unter ersteren die vor dieser Stelle gelegenen. Dazu kommt noch eines, welches an der Grenze zwischen beiden Regionen, nämlich genau in der Höhe des Gehörbläschens, liegt und welches ich noch den proximalen zurechne. Proximale Kopfsomite sind, wie VAN WIJHE gezeigt hat, jederseits vier, distale jederseits fünf zu unterscheiden.

Ich beginne mit der Beschreibung der hinteren Kopfsomite, weil sie einem richtigen Verständnisse kaum irgend welche Schwierigkeiten entgegensetzen. Diese Somite entstehen genau in derselben Weise wie die Urwirbel und sind überhaupt, so lange sie als distinkte Theile erhalten bleiben und ihre Selbständigkeit bewahren, von echten Urwirbeln nicht zu unterscheiden. Wie schon im ersten Theile erwähnt wurde, entwickeln sich bei allen Wirbelthieren die Urwirbel der Reihe nach von vorn nach hinten, so dass also der vorderste Urwirbel zugleich der älteste ist. Dieser vorderste Urwirbel ist aber identisch mit dem fünften Kopfsomit VAN WIJHE's, dem ersten distalen Somite. Auch die weitere Entwicklung der fünf distalen Kopfsomite ist genau dieselbe wie die der nächstfolgenden Urwirbel des Rumpfes. Wir werden später an den Urwirbeln Vorgänge kennen lernen, welche zur Bildung der Seitenrumpfmuskulatur und eines bestimmten Theiles des Bindegewebes führen; genau dieselben Vorgänge spielen sich an den distalen Kopfsomiten ab. Es kommt hier eine Muskulatur zur Ausbildung, die sich kontinuirlich in die Seitenrumpfmuskulatur fortsetzt, und diese entsteht genau aus demselben Theile der Somite wie

am Rumpfe. Und gerade so wie aus bestimmten Theilen der Urwirbel Bindegewebe hervorgeht, so auch an den distalen Kopfsomiten. Es liefern also stets homologe Theile homologe Organe.

Dabei ist das Hauptgewicht keineswegs darauf zu legen, dass sich aus den hinteren Kopfsomiten überhaupt Muskeln und Bindegewebe entwickeln, sondern vielmehr darauf, dass diese Organe genau aus denselben Theilen der Somite hervorgehen, wie am Rumpfe. Denn um zwei oder mehr Theile eines Embryo mit einander vergleichen zu dürfen, ist es nicht nothwendig, dass sich aus ihnen auch durchaus die gleichen Organe entwickeln; es kann vielmehr die Entwicklung eines oder mehrerer Organe ganz oder fast ganz unterdrückt sein. Dies ist z. B. bei den Exkretionsorganen im Kopf und vorderen Theile des Rumpfes, sowie fast in der ganzen Schwanzregion der Fall; obwohl sich diese, wie später noch ausführlich aus einander gesetzt werden soll, aus bestimmten Theilen der Urwirbel entwickeln, nehmen wir doch keinen Anstand, alle Urwirbel in eine Reihe zu stellen, unbekümmert darum, ob sie Exkretionsorgane zur Ausbildung bringen oder nicht.

Dagegen ist es zur Vergleichung zweier oder mehrerer Organe von principieller Wichtigkeit, dass sie aus gleichnamigen Theilen des Embryo hervorgehen. So dürfen wir z. B. eine Muskulatur, welche aus den Seitenplatten entsteht, nicht mit der Seitenrumpfmuskulatur vergleichen; denn wir sehen, dass am ganzen Rumpf und Schwanz diese Muskulatur aus den Urwirbeln hervorgeht. Ja, wir dürfen nicht einmal *jede*, aus den Urwirbeln hervorgehende Muskulatur als Seitenrumpfmuskulatur bezeichnen, sondern nur diejenige, welche aus einem ganz bestimmten Theile der Urwirbel, nämlich aus deren medialer Lamelle, den Ursprung nimmt. Im gegentheiligen Falle würden wir der Willkür Thür und Thor öffnen; wir würden schließlich dazu kommen, jedwede Muskulatur, gleichviel wie sie entstanden sein mag, mit der Seitenrumpfmuskulatur zu vergleichen.

Für die Vergleichung zweier oder mehrerer embryonaler Organe ist also nicht so sehr ihre weitere Ausbildung, als ihre erste Entstehung maßgebend; immerhin können sich aber aus der weiteren Ausbildung neue Beweise für die Richtigkeit einer Ansicht ableiten lassen.

Sowie sich nun die distalen Kopfsomite einerseits mit Rücksicht auf ihre erste Entstehung und weitere Ausbildung in eine Reihe mit den Urwirbeln stellen, so auch in Beziehung auf ihr Verhältnis zu

den Seitenplatten und den Nerven. Gerade so wie am Rumpfe setzen sich auch am distalen Theile des Kopfes die beiden Lamellen der Urwirbel kontinuirlich in die beiden Lamellen der Seitenplatten fort. Und so wie die Seitenplatten des Rumpfes, abgesehen von anderen Organen, eine viscerale Muskulatur liefern, so auch am Kopfe. Hier entsteht aus ihnen die Muskulatur der Kiemenregion vom dritten Bogen angefangen nach rückwärts. Überdies liefern sie in einer, später noch näher zu schildernden Weise, die Muskulatur des Herzens, was mit der speciellen Bedeutung dieser Region im Zusammenhang steht.

Was die Beziehung der hinteren Kofregion zu den Nerven betrifft, so ist vor Allem darauf Gewicht zu legen, dass hier gerade so wie am Rumpfe sowohl dorsale als ventrale Wurzeln zur Ausbildung kommen. Die dorsalen Wurzeln, welche zum Glossopharyngeus und Vagus werden, wachsen in derselben Weise, wie weiter hinten, aus einer kontinuirlichen Nerven- oder Ganglienleiste hervor; die ventralen Wurzeln, welche zum Hypoglossus werden, sind im vorderen Theile, entsprechend dem Glossopharyngeus, abortirt, im hinteren dagegen noch vorhanden; und zwar zähle ich bei Heptanchus drei, bei Mustelus, Acanthias und Scyllium zwei Wurzeln, die von vorn nach hinten an Stärke zunehmen.

In späteren Stadien sind die topographischen Beziehungen der dorsalen Wurzeln zu den Urwirbeln, wie schon van Wijhe[1] gezeigt hat, im Kopf und Rumpf verschieden. Im Kopf wachsen sie lateralwärts, im Rumpf medialwärts von den Urwirbeln herab. Es hängt dies vielleicht z. Th. mit dem Umstande zusammen, dass im Kopfe keine Verschmelzung der dorsalen und ventralen Wurzeln zu einem gemeinsamen Nervenstamm eintritt.

Viel schwieriger ist die Frage nach der Entstehung und Bedeutung der vorderen oder proximalen Somite.

Wenn man durch Embryonen, bei denen es noch nicht zur Bildung von Kiemenfurchen gekommen ist, Sagittalschnittserien anfertigt, so überzeugt man sich sehr leicht, dass am Mesoderm jeder Körperhälfte drei Abschnitte unterschieden werden können: ein vorderer unsegmentirter, ein mittlerer, dessen dorsaler Theil in die Urwirbel gegliedert ist, und ein hinterer oder caudaler, abermals unsegmentirter. Eben so leicht überzeugt man sich, dass sich sowohl die Urwirbel als die Seitenplatten des mittleren Mesodermabschnittes in das proximale und distale unsegmentirte

[1] l. c. pag. 31.

Mesoderm fortsetzen. Da sich nun das proximale Mesoderm, von dem hier allein die Rede sein soll, kontinuirlich mit dem ersten Urwirbel und den Seitenplatten in Verbindung setzt, so ist damit zugleich gesagt, dass der erste Urwirbel vorn keine scharfe Grenze hat. Es gilt dies, nebenbei bemerkt, von allen Wirbelthieren. Überall ist der erste Urwirbel vorn offen und setzt sich eben so wie die Seitenplatten kontinuirlich in das unsegmentirte Mesoderm des Vorderkopfes fort.

Diese Beziehung des vorderen zum mittleren Mesodermabschnitte scheint mir für die richtige Beurtheilung der später am proximalen Mesoderm ablaufenden Vorgänge von großer Bedeutung zu sein.

Es war ferner schon Balfour bekannt, dass das Mesoderm des Vorderkopfes schon sehr frühzeitig, nämlich schon zur Zeit, wann die Medullarrinne noch ganz flach und seicht ist, eine sehr ansehnliche, auf dem Querschnitte ungefähr dreieckige Höhle umschließt. Verfolgt man diese Höhle an einer Querschnittserie von vorn nach hinten, so sieht man, dass sie sich, allmählich enger werdend, sowohl in die jetzt noch ganz kleine Höhle des ersten Urwirbels, als auch in den feinen Spalt zwischen den beiden Seitenplatten fortsetzt. Von dem Zusammenhang mit diesem Spalt kann man sich übrigens nur an Querschnittserien überzeugen, da die Seitenplatten auf Sagittalschnitten schief getroffen werden. Von dem Zusammenhang mit der Höhle des ersten Urwirbels überzeugt man sich aber am besten an Sagittalschnittserien. Endlich ist noch zu bemerken, dass sich vom Vorderende des proximalen Mesoderms schon sehr frühzeitig ein auf dem Sagittalschnitt sichelförmiger Fortsatz nach vorn erstreckt, der den Stiel der primären Augenblase von hinten und unten umgreift und in welchen sich die erwähnte Höhle nicht fortsetzt.

Wesentlich dieselben Verhältnisse findet man auch noch kurz nach dem Auftreten der ersten Kiemenfurche. Aber schon bei Embryonen mit 22—23 Urwirbeln macht sich der Beginn einer Scheidung des proximalen Mesoderms in mehrere Abschnitte bemerkbar. Bei Embryonen mit der angegebenen Urwirbelzahl sieht man auch schon den allerersten Anfang einer zweiten Kiemenfurche, die bald darauf noch deutlicher wird, aber erst bei Embryonen mit 26—27 Urwirbeln das Ektoderm erreicht. Bei Embryonen mit 22—23 Urwirbeln faltet sich zunächst die mediale Wand des proximalen Mesoderms etwas hinter der Mitte des dorsalen Endes der ersten Kiemenfurche ein, so dass die Kontinuität dieses Mesoderms und

seiner Höhle nur an den von der Mittelebene entfernteren Schnitten wahrgenommen werden kann. Eine zweite Einfaltung der medialen Wand liegt etwas weiter vorn, aber gleichfalls noch über der ersten Kiemenfurche; jedoch kommt es hier nie zu einer vollständigen Scheidung. Gleichzeitig schneidet an der Basis des erwähnten sichelförmigen Fortsatzes von der lateralen Seite her eine Furche ein, welche eine Abtrennung dieses Fortsatzes einleitet. An Schnitten, welche der Mittelebene mehr genähert sind, sieht man diesen Fortsatz noch in innigem Zusammenhang mit dem übrigen Mesoderm; an Schnitten dagegen, welche mehr seitwärts geführt sind, erscheint derselbe als selbständige isolirte Zellmasse.

Erst nachdem die zweite Kiemenfurche eine scharfe Begrenzung gewonnen hat, also nicht vor der Bildung des 26.—27. Urwirbels, greift die bereits vorbereitete Scheidung des proximalen Mesoderms in mehrere Abschnitte vollständig durch. Indem sich der sichelförmige Fortsatz ablöst und selbständig wird, wird er zum ersten Kopfsomit van Wijhe's. Indem ferner die zweite der über der ersten Kiemenfurche in die mediale Mesodermwand eindringenden Falten durchschneidet, löst sich dieser Theil als sogenanntes zweites Kopfsomit vom folgenden ab. Und indem endlich der Rest des proximalen Mesoderms sich einerseits an seiner Verbindung mit dem ersten Urwirbel, andererseits etwa in der Mitte seiner Länge einschnürt, theilt er sich, wenigstens scheinbar, in zwei ungefähr gleich lange Abschnitte, welche das dritte und vierte Kopfsomit van Wijhe's vorstellen. Ich bin aber nicht sicher, ob diese Scheidung jemals eine vollständige wird. Immerhin bekommt man an einzelnen Schnitten Bilder zu sehen, welche den wichtigen Figuren 1 und 2 van Wijhe's ähnlich sind.

Das erste Somit, das Anfangs, wie erwähnt, solid ist, höhlt sich später aus und die Höhle wird zur ersten Kopfhöhle Balfour's und van Wijhe's. Diese Höhle tritt in sehr viel späteren Stadien durch einen engen Gang mit der der Gegenseite in Verbindung. Das zweite Somit umschließt von allem Anfang an die größte Höhle, die sich weit nach hinten und abwärts in den Kieferbogen hinein erstreckt. Schon sehr frühzeitig, nämlich schon bei Embryonen mit 23 Urwirbeln, sieht man über die dorsale, etwas nach vorn zu abfallende Wand dieser Höhle den Ramus ophthalmicus profundus des Trigeminus zur Anlage des Ciliarganglions ziehen, während sich der hinteren Wand der Ramus maxillaris anschmiegt, ein Verhältnis, das sich durch sehr lange Zeit forterhält. Das sogenannte dritte Somit enthält

Anfangs nur eine sehr enge Höhle, die sich aber bald in ihrer vorderen Hälfte erweitert, während sie in der hinteren schwindet. Es ist dies die dritte Kopfhöhle BALFOUR's und VAN WIJHE's. Sie schiebt sich mehr und mehr nach vorn, so dass sie schon bei Embryonen mit drei Kiemenfurchen über der dorsalen Verlängerung der ersten Kiemenfurche liegt. Das dritte Somit findet sich zwischen Ramus maxillaris des Trigeminus und dem primären Aste des Facialis, als welcher der sich zuerst entwickelnde Ramus hyoideus anzusehen ist[1]; die beiden anderen Hauptäste des Facialis, die Portio facialis des N. ophthalmicus superficialis und der Ramus buccalis sind viel spätere Bildungen. Das vierte Somit zeigt nur ganz im Anfang eine kleine Höhle, welche aber bald schwindet.

Fassen wir nach dem Gesagten die erste Entstehung der proximalen Kopfsomite zusammen, so müssen wir sagen, dass sie kaum eine entfernte Ähnlichkeit mit der Bildung der Urwirbel zeigt. VAN WIJHE führt »zum Beweise, dass die Somite des Kopfes in der erwähnten Periode (Stadium *I* BALFOUR's) denen des Rumpfes gleichzustellen sind«, folgende drei Punkte an: »1) Dass die Länge (der proximal-distale Durchmesser) der Somite sich im ganzen Körper gleich verhält; 2) dass die obere Grenzlinie der Rumpfsomite ununterbrochen in diejenige der Kopfsomite übergeht; und 3) dass die untere Grenze der Somite sowohl im Kopfe als im Rumpfe nur wenig unter der oberen Grenze des Darmes liegt[2].«

Da ich nach den früheren Erörterungen die fünf distalen Kopfsomite für echte Urwirbel halte, so gilt das, was ich gegen VAN WIJHE's Beweisführung einzuwenden habe, nur in Beziehung auf die vier vorderen Somite. Was den ersten Punkt betrifft, so hat VAN WIJHE selbst hervorgehoben, dass das erste Somit eine Ausnahme macht, indem es zur Zeit seiner Entstehung viel kürzer ist, als die übrigen. Aber auch das zweite Somit macht, wie ich glaube, eine Ausnahme. Denn wenn es auch richtig ist, wie ich dies ja selbst schon hervorgehoben habe, dass die Länge der Urwirbel von hinten nach vorn allmählich zunimmt, so ist doch zu bemerken, dass die dorsale Kante des zweiten Somites — und diese allein kann hier in Frage kommen — ganz unverhältnismäßig lang ist. Nur das dritte und vierte Somit stellen sich in Beziehung auf ihre

---

[1] Diesen Ast hat schon BALFOUR, der auch die beiden anderen Äste kannte, als Hauptast bezeichnet.

[2] l. c. pag. 4.

Länge ungefähr in eine Reihe mit den nächstfolgenden echten Urwirbeln. Was den zweiten Punkt anbelangt, so trifft die Bemerkung van Wijhe's allerdings vollkommen zu; aber ich kann in dem von ihm hervorgehobenen Verhalten des Mesoderms auch nicht die Spur eines Beweises für die Richtigkeit seiner Ansicht erblicken. Dass die obere Grenzlinie des Mesoderms des Vorderkopfes als direkte Verlängerung derjenigen des Rumpfmesoderms erscheint, finde ich nur ganz natürlich und ein entgegengesetztes Verhalten müsste zum mindesten höchst sonderbar erscheinen. Wir finden doch auch, dass sich die dorsale Grenzlinie des unsegmentirten distalen Mesoderms kontinuirlich in die dorsale Grenzlinie des segmentirten fortsetzt. Was den dritten Punkt betrifft, so ist vor Allem wieder hervorzuheben, dass auch hier das erste Somit eine Ausnahme macht; hinsichtlich des zweiten Somites weiß ich nicht, wohin van Wijhe die untere Grenzlinie verlegen will. Ich für meinen Theil kann eine solche überhaupt nicht finden oder müsste sie an ganz willkürlicher Stelle ziehen. Das dritte und vierte Somit können aber für die Beweisführung so lange nicht in Betracht kommen, als nicht wenigstens gezeigt werden kann, dass die Scheidung dieser beiden Segmente von einander und vom ersten Urwirbel jemals eine vollständige wird. So lange dies nicht geschieht, weiß ich nicht, wo ich die ventrale Grenze der Somite zu ziehen habe.

Die Art der Entstehung der vier, aus dem unsegmentirten Mesoderm des Vorderkopfes hervorgehenden Abschnitte giebt uns also kein Recht, sie mit Urwirbeln zu vergleichen. Eben so wenig haben wir aber ein Recht, sie und etwa noch zwei folgende als primäre oder palingenetische Somite zu bezeichnen und sie den hinteren als sekundären oder cenogenetischen gegenüber zu stellen. Ich habe nicht die Absicht, auf diese in jüngster Zeit von Gegenbaur ausgesprochene Ansicht hier einzugehen und bemerke nur, dass gegen dieselbe schon die Thatsache spricht, dass die vier vorderen der »primären« Segmente sehr viel später als die »sekundären« entstehen.

Sowie die erste Entstehung, ist auch die weitere Entwicklung der vier proximalen Mesodermabschnitte eine ganz andere, als bei den Urwirbeln und den, mit diesen übereinstimmenden Kopfsomiten. Zwar bilden sich auch im Vorderkopf Bindegewebe und Muskeln und ein Theil des Bindegewebes geht aus der medialen Wand der Mesodermabschnitte hervor. Aber damit ist auch die Übereinstimmung erschöpft. Es bilden sich im Kopfe die Muskeln fast durchwegs an Stellen, welche an den Urwirbeln nur Bindegewebe liefern und es

entsteht das Bindegewebe auch an Stellen, welche an den Urwirbeln zu Muskeln werden. Nie kommt es im Vorderkopf zu einer Scheidung in Hautmuskelplatte (Myotom) und Sklerotom[1], sowie denn überhaupt der Vorderkopf nach der ganzen Art seiner Entwicklung als etwas Besonderes, mit dem Hinterkopf und Rumpfe nicht näher Vergleichbares erscheint.

Die Entwicklung des Bindegewebes beginnt im Vorderkopf viel früher als im Rumpfe, sie ist am sogenannten zweiten Kopfsomite schon im Stadium mit 26—27 Urwirbeln zu sehen und ist im Stadium mit 34—35 Urwirbeln, wenn sie im Rumpfe eben erst begonnen hat, schon sehr weit vorgeschritten. Es spricht dies, wie mir scheint, mit Entschiedenheit gegen die Annahme, dass die Mesodermabschnitte des Vorderkopfes als Urwirbel aufzufassen sind. Denn die Differenzirung der Gewebe folgt einem ganz bestimmten Gesetze: sie schreitet in derselben Weise fort, in der die Bildung der Organanlagen erfolgt. Dies sehen wir deutlich bei der Bildung der Urwirbel, Nerven und Exkretionsorgane; diese Organe entstehen der Reihe nach von vorn nach hinten und zeigen einen um so höheren Grad der Differenzirung, je älter, mit anderen Worten, je weiter nach vorn sie gelegen sind. Es gilt dies auch dann, wenn eine Organanlage von ihrer Ursprungsstelle aus nach zwei entgegengesetzten Richtungen weiter wächst; auch dann zeigt der älteste Theil den höchsten Grad der Differenzirung. Als Beispiel führe ich die Chorda an; der Ort ihres ersten Auftretens dürfte ungefähr in die Gegend des späteren Hinterkopfes fallen; von hier wächst sie nach vorn und hinten weiter. Damit im Zusammenhang findet man auch noch in späten Stadien an den beiden Enden den geringsten Grad der Differenzirung des Chordagewebes. Wenn wir nun annehmen, dass die vier Mesodermabschnitte des Vorderkopfes Urwirbel repräsentiren, kommen wir mit diesem Gesetze in Kollision; denn obwohl sie erst entstehen, nachdem schon mindestens zwanzig Urwirbel gebildet sind, tritt die gewebliche Differenzirung an ihnen früher auf als an diesen.

Bei den Urwirbeln liefert, wie wir sehen werden, nur eine ganz bestimmte und scharf begrenzte Stelle der medialen Wand Bindegewebe; an den Mesodermabschnitten des Vorderkopfes dagegen betheiligt sich die ganze mediale Wand an der Bildung des Binde-

[1] Nichtsdestoweniger unterscheidet VAN WIJHE auch hier ein Myotom und Sklerotom.

gewebes. Während ferner die Muskulatur der Urwirbel ausschließlich aus der medialen Wand entsteht, nimmt sie im Vorderkopf zum größten Theil aus der lateralen und zum kleineren Theil aus der hinteren Wand der sogenannten Somite den Ursprung; Letzteres gilt z. B. nach VAN WIJHE vom Musc. rectus sup., int. und inf., die aus der Hinterwand des ersten »Myotomes« entstehen.

Eben so wenig rechtfertigt auch die Beziehung der Nerven zu den vier Mesodermabschnitten des Vorderkopfes und den daraus hervorgehenden Organen die Ansicht, dass wir es hier mit Urwirbeln zu thun haben. Vor Allem haben wir daran festzuhalten, dass der Vorderkopf nur zwei primäre Nerven, den Trigeminus und Acusticofacialis besitzt, und dass diese Nerven nicht, wie die dorsalen Nervenwurzeln des Hinterkopfes und Rumpfes aus einer kontinuirlichen Nerven- und Ganglienleiste, sondern getrennt von einander entspringen. Die Augenmuskelnerven können erst in zweiter Linie in Betracht kommen und dabei hat man sich die Möglichkeit oder Wahrscheinlichkeit vor Augen zu halten, dass sie Derivate des primitiven Trigeminusauswuchses sind.

Ich muss hier von der Mittheilung der zahlreichen Details, zu denen meine Untersuchungen bisher geführt haben, absehen und muss es daher für diesmal unterlassen, die vielen, über die Metamerie des Wirbelthierkopfes in den letzten Jahren aufgestellten Hypothesen einer Kritik zu unterziehen; ich bemerke nur, dass sie mir fast sämmtlich den Eindruck einer Beweisführung um jeden Preis, selbst um den Preis der Thatsachen, gemacht haben.

Was die Ansicht betrifft, zu der, wie ich glaube, meine Beobachtungen mit Nothwendigkeit führen müssen, so ist dieselbe ungemein einfach. Sie geht dahin, dass wir am Kopf der Wirbelthiere ontogenetisch und phylogenetisch zwei Abschnitte zu unterscheiden haben: einen vorderen, größeren, unsegmentirten und einen hinteren, kleineren, segmentirten. Die Grenze zwischen beiden bildet das Gehörbläschen, das aber noch dem Vorderkopfe zuzurechnen ist. Das Mesoderm des Vorderkopfes kann sich in mehrere Abschnitte theilen, die jedoch weder nach der Art ihrer Entstehung und weiteren Ausbildung, noch auch nach ihren Beziehungen zu den Nerven mit Urwirbeln vergleichbar sind. Primäre Nerven des Vorderkopfes giebt es, abgesehen vom Olfactorius und Opticus, zwei: den Trigeminus und Acusticofacialis; die Augenmuskelnerven sind vielleicht, wie erwähnt, vom Trigeminus abzuleiten und die Augenmuskeln selbst vielleicht von der in den ersten Kiemenbogen eintretenden,

vom Trigeminus innervirten visceralen Muskulatur. Primäre Nerven des Hinterkopfes sind der Glossopharyngeus, Vagus und der aus den ventralen Wurzeln dieser Region entstehende Hypoglossus. Davon kann wieder ein Theil des Vagus als Accessorius eine größere Selbständigkeit erlangen. Nach Homologa von dorsalen Ästen glaube ich nirgends suchen zu müssen, da die Beobachtung lehrt, dass sie am Rumpfe erst in sehr später Zeit, wie es scheint, in Abhängigkeit von der Scheidung der ursprünglich einheitlichen Seitenrumpfmuskelmasse in dorsale und ventrale Muskelfelder, entstehen.

Diese Ansicht steht nicht bloß mit den Thatsachen der Entwicklung aller cranioten Wirbelthiere, so weit sie mir bekannt sind, in vollem Einklang, sondern erscheint auch im Hinblick auf die Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Amphioxus vollkommen gerechtfertigt. Ich möchte das unsegmentirte Mesoderm des Vorderkopfes der Cranioten mit jenem Fortsatz des ersten Ursegmentes des Amphioxus, den Hatschek beschrieben und abgebildet hat, vergleichen. Dieser unsegmentirte Fortsatz des ersten Ursegmentes bleibt bei Amphioxus, entsprechend der geringen Ausbildung der Kopfregion, sehr klein und unansehnlich, bei den cranioten Wirbelthieren dagegen bringt die mächtige Ausbildung des Kopfes auch eine entsprechende Mächtigkeit des unsegmentirten Mesoderms mit sich. Bei den cranioten Wirbelthieren wird nur der dorsale Theil des Rumpfmesoderms segmentirt, der ventrale bleibt unsegmentirt, wesshalb, wie Hatschek mit Recht betont hat, nur der dorsale Theil der Ursegmente des Amphioxus mit den Urwirbeln verglichen werden darf, während der ventrale den Seitenplatten gleichzusetzen ist. Daher lässt es sich auch verstehen, dass bei den Cranioten das Mesoderm des Vorderkopfes nicht bloß mit dem ersten Urwirbel, sondern auch mit den Seitenplatten in Verbindung steht.

In der Kopfregion des Amphioxus verbreiten sich jederseits zwei sehr starke Nerven, die weder nach ihrem Ursprung noch nach ihrem Verlauf mit Spinalnerven verglichen werden können. Mit diesen Nerven möchte ich die beiden Nerven des Vorderkopfes der Cranioten, den Trigeminus und Acusticofacialis, vergleichen. Alle hinter ihnen beim Amphioxus entspringenden Nerven sind echte Spinalnerven, sowie auch die Nerven des Hinterkopfes der Cranioten von solchen abzuleiten sind. —

Nach dieser Abschweifung gehe ich wieder zur Beschreibung der weiteren Ausbildung des Rumpfmesoderms über. Das Stadium, an das ich mich zunächst halten will, betrifft einen Embryo mit

26—27 Urwirbeln und zwei scharf begrenzten inneren Kiemenfurchen. Embryonen dieses Stadiums lassen sich folgendermaßen näher charakterisiren. Die primären Augenblasen sind an ihrer Wurzel etwas eingeschnürt; die Ektodermplatte, aus der das Gehörbläschen wird und die ich daher als Gehörplatte bezeichnen will, ist an ihrem dorsalen Rand ziemlich gut, an ihrem ventralen weniger gut gegen das übrige Ektoderm abgegrenzt; sie zeigt die allererste Spur einer Einsenkung. Die endotheliale Anlage des Herzens enthält noch keine einheitliche Höhle. Die beiden Perikardialhöhlen sind vollständig von einander getrennt, die viscerale Lamelle des Perikards dicker als die parietale, jene aus mehr kubischen, diese aus platten Zellen gebildet, aber beide einschichtig. In der vorderen Rumpfhälfte zeigt sich die erste Anlage des Vornierenwulstes (Segmentalwulstes Rückert's). Die Nerven- oder Ganglienleiste hört in einiger Entfernung vom Vorderende dieses Wulstes auf. Der Canalis neurentericus ist ungefähr von derselben Weite wie früher. Der erste Aortenbogen hat sich mit dem der Gegenseite hinter jener Stelle, an welcher die Chorda ventralwärts abbiegt (Chordakrücke Rabl-Rückhard's), zu einem ganz kleinen Sinus, dem späteren »Kopfsinus« Rückert's, vereinigt. Gleich darauf trennen sich die Aorten wieder. Eine merkwürdige Eigenthümlichkeit zeigt die Hypochorda, beziehungsweise Hypochordaleiste. Sie beginnt als schmale, niedrige Erhebung der dorsalen Wand des Vorderdarmes unmittelbar hinter dem erwähnten Kopfsinus, so dass also dieser zwischen Chordakrücke und Vorderende der Hypochordaleiste zu liegen kommt, hört dann in der Höhe der Gehörplatte vollständig auf, um erst wieder in der Mitte des Hinterkopfes deutlich zu werden. Am Vorderende des Rumpfes löst sie sich rasch von ihrem Mutterboden los (Taf. X Fig. 3 *hy*) oder bleibt nur durch einen feinen Protoplasmafaden damit in Zusammenhang, um sich erst hinter dem Vornierenwulst wieder damit zu verbinden. In der Schwanzregion fehlt sie.

Bei der Beschreibung der Differenzirung des Mesoderms werde ich mich zunächst an das vorderste Rumpfsegment, also das sechste Gesammtsegment, halten; in den darauf folgenden Segmenten kompliciren sich die Verhältnisse etwas in Folge der Ausbildung der Vorniere, und in den hinter dem Vornierenwulste gelegenen Segmenten steht das Mesoderm noch auf einer tieferen Stufe der Differenzirung.

Der Schnitt der Fig. 3 (Taf. X) geht also durch den ersten Urwirbel des Rumpfes. Untersucht man die vorhergehenden und

nächstfolgenden Schnitte der Serie, so überzeugt man sich, dass die ventrale Urwirbelgrenze an die mit *ug* bezeichnete Stelle zu verlegen ist. Vergleicht man diese Figur mit der Fig. 1, so sieht man, dass jetzt die ventrale Urwirbelgrenze relativ höher liegt als früher. Die Höhe des Urwirbels oder dessen dorsoventraler Durchmesser hat nur wenig zugenommen und auch die dorsale Kante (*uk*) reicht nur um ein Geringes weiter nach aufwärts; um so auffallender sind die geänderten Beziehungen der ventralen Urwirbelgrenze zur Seitenwand des Darmes. Während früher (Fig. 1) die ventrale Urwirbelgrenze tief unter die dorsale Grenze des Darmes reichte, liegt sie jetzt (Fig. 3) ungefähr in gleicher Höhe mit derselben. Der Grund davon ist wohl in erster Linie darin zu suchen, dass die dorsale Darmwand nach der Ablösung der Hypochorda sich sehr erheblich von der Chorda zurückgezogen hat; ein weiteres Moment, welches die Verschiebung der ventralen Urwirbelgrenze erklärt, ist die Dickenzunahme der Chorda, die vor Allem von der Ausbildung der großen Vacuolen in den Chordazellen abhängt.

Wie früher, besteht jeder Urwirbel aus zwei Lamellen, einer medialen und lateralen, welche sowohl dorsalwärts als auch vorn und hinten in einander umbiegen. Die laterale Lamelle stellt wie früher ein einschichtiges Cylinderepithel dar und zeigt keine weitere Differenzirung. Die mediale Lamelle dagegen bietet einige Besonderheiten. Verfolgen wir sie von der dorsalen Urwirbelkante (*uk*) nach abwärts, so sehen wir, dass sie zunächst, so weit sie sich dem Medullarrohr anschmiegt, die Charaktere der lateralen Lamelle aufweist. Von der oberen Chordagrenze angefangen jedoch haben die Zellen einen anderen Charakter angenommen, indem sie in ihrer nach innen gegen die Chorda gerichteten Hälfte feine, stark lichtbrechende, auf dem Querschnitte als glänzende Punkte erscheinende Fäden zur Ausbildung gebracht haben. Diese Fäden sind die ersten Muskelfibrillen und die Zellen selbst sind dadurch zu Muskelzellen geworden. Die mediale Lamelle des Urwirbels hat dabei den Charakter eines einschichtigen Cylinderepithels beibehalten und es stellen also die Muskelzellen oder Muskelfasern echte Muskelepithelien dar. Wir können, namentlich in Anbetracht der Entwicklung des Amphioxus, diejenige Seite der Zellen, welche der spaltförmigen Urwirbelhöhle zugewendet ist, als die freie, diejenige, welche der Chorda zusieht, als die basale Seite der Zellen bezeichnen. Die Muskelfibrillen sind also lediglich in der basalen Hälfte der Zellen gelegen. Ich bezeichne denjenigen Theil der medialen Lamelle des

Urwirbels, der die erwähnten Eigenthümlichkeiten zeigt, als Muskelplatte, bemerke aber, dass dieselbe, wie später noch ausgeführt werden soll, nur einem Theil der sogenannten Muskelplatte oder des Myotoms der Autoren entspricht. Diese Muskelplatte reicht nach abwärts nicht ganz bis zur Höhe der ventralen Chordafläche.

An Schnitten, welche nicht genau quer durch die Mitte eines Urwirbels geführt sind, sieht es aus, als ob die Muskelplatte mehrschichtig wäre, und dies mag wohl Rückert und namentlich Ziegler veranlasst haben, anzunehmen, dass die Muskelfibrillen erst zur Ausbildung kommen, nachdem die mediale Wand des Urwirbels mehrschichtig geworden ist. Auch ist es allen bisherigen Forschern entgangen, dass die Muskelfibrillen ausschließlich an der basalen Seite der Zellen zur Ausbildung kommen.

Verfolgt man die mediale Lamelle des Urwirbels noch weiter nach abwärts, so kommt man zu einer ziemlich eng begrenzten, lateral von der Hypochorda und dem unteren Theile der Chorda gelegenen Stelle, die sich an dem abgebildeten Schnitte nur durch eine etwas dichtere Stellung der Kerne als etwas Besonderes zu erkennen giebt (*sk*). Die Häufigkeit von Theilungsfiguren weist auf ein ziemlich lebhaftes Wachsthum dieser Stelle hin. An Schnitten, welche durch weiter hinten gelegene Urwirbel gehen, sieht man fast konstant an der betreffenden Stelle eine kleine, medialwärts gerichtete Ausbuchtung, ein Divertikel der medialen Urwirbelwand, in das sich die Urwirbelhöhle hinein fortsetzt.

Die beiden Lamellen der Urwirbel, welche oben dicht an einander liegen, weichen nach unten etwas aus einander und umschließen hier eine ziemlich geräumige Höhle (*uh*). Die Seitenplatten berühren sich dorsalwärts, trennen sich aber bald, um die ventrale Leibeshöhle (*lh*) oder das bleibende Cölom (Splanchnocoel Hatschek's) zu umschließen.

Wenn man in den auf einander folgenden Segmenten die ventrale Urwirbelgrenze bestimmt, so überzeugt man sich sehr leicht, dass sie allmählich in dieselben Lagebeziehungen zur seitlichen Darmwand tritt, die wir in früheren Stadien kennen gelernt haben. Es ist dies schon im Bereiche des Vornierenwulstes bemerkbar und wird weiter hinten noch viel deutlicher.

Auf die Bildung der Vorniere und eben so auf die Entstehung der ersten Keimzellen werde ich später eingehen. Ich bemerke nur, dass das Stadium mit 26—27 Urwirbeln das jüngste ist, in welchem ich den Vornierenwulst sehen kann.

Das nächste Stadium betrifft einen Embryo mit 34—35 Urwirbeln und drei scharf begrenzten inneren Kiemenfurchen. Zur näheren Charakterisirung führe ich Folgendes an. Die primäre Augenblase ist an ihrer Wurzel noch tiefer eingeschnürt als früher. Der erste Mesodermabschnitt des Vorderkopfes (erstes Kopfsomit VAN WIJHE's) beginnt sich auszuhöhlen. Die Gehörplatte ist allseitig scharf begrenzt und zu einer mäßig tiefen Grube eingesenkt. Die endotheliale Anlage des Herzens umschließt von der Höhe der dritten Kiemenfurche an bis zum Dotterstiel eine einheitliche Höhle (Herzhöhle). Vorn und hinten ist das Endothelrohr gespalten, die hinteren Schenkel setzen sich in die beiden Venae omphalomesentericae (Subintestinalvenen der Autoren) fort. Die beiden Perikardialhöhlen sind fast in derselben Ausdehnung, in welcher das Endothelrohr des Herzens einfach ist, mit einander vereinigt. Das ventrale Mesocardium ist daher in der größten Ausdehnung geschwunden und nur mehr ganz vorn, an den durch die dritte Kiemenfurche gehenden Schnitten und ganz hinten, in geringer Entfernung vom Dotterstiel, nachweisbar. Das dorsale Mesocardium ist gut entwickelt, seine beiden Blätter liegen dicht an einander. Die Vorniere erstreckt sich über vier Segmente; es beginnt sich ein Vornierengang zu differenziren. Die Nerven- oder Ganglienleiste reicht ungefähr bis zum 11. oder 12. Gesammtsegment (6. oder 7. Rumpfsegment). Der Kopfsinus, zu dem sich die beiden Aorten zwischen Chordakrücke und Vorderende der Hypochordaleiste vereinigen und in welchen von unten die beiden ersten Aortenbogen einmünden, bildet einen weiten Sack; sonst sind die beiden Aorten in der Kiemenregion von einander getrennt und vereinigen sich erst hinter derselben ventralwärts von der Hypochorda zu einem mächtigen, unpaaren Gefäß, das sich erst hinter der Mitte des Rumpfes wieder in zwei Schenkel spaltet. Indessen sind auch im Bereiche der vorderen Rumpfhälfte die beiden Aorten nicht überall mit einander verschmolzen, sondern es wechseln Stellen mit einfacher Aorta mit solchen mit doppelter ab; jedoch scheint es, dass die Verschmelzung der beiden Aorten nicht segmentweise erfolgt. Die Hypochordaleiste ist an ihrem vordersten, unmittelbar hinter dem Kopfsinus gelegenen Ende vom Darm abgelöst, sodann aber wieder mit der Darmwand verbunden; sie erstreckt sich als eine sehr niedrige, aber breite Erhebung durch den ganzen Hinterkopf und verbindet sich mit der Hypochorda des Rumpfes, die in größerer Ausdehnung als früher von der dorsalen Darmwand abgelöst ist.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 4) geht wieder durch den ersten Rumpfurwirbel. Die dorsale Urwirbelkante (*uk*) liegt etwas höher, die ventrale Grenze (*ug*) fast in derselben Höhe wie früher. Der Urwirbel hat an Höhe gewonnen, sowie er auch an Länge und Dicke zugenommen hat. Er enthält außer der geräumigen Höhle in seiner unteren Hälfte auch noch einen kleinen Hohlraum an seinem oberen Ende. Dieser Hohlraum ist aber nicht konstant; ja er kann auf der einen Seite vorhanden sein, auf der anderen fehlen. An dem abgebildeten Schnitte ist er in der nicht gezeichneten Hälfte kleiner als in der gezeichneten. Ich kann aber doch nicht sagen, dass der Hohlraum ein Artefact sei; denn man kann ihn bei jeder, auch der schonendsten Behandlung antreffen. Jedenfalls besteht eine Disposition der beiden Lamellen des Urwirbels, hier aus einander zu weichen.

Die laterale Lamelle des Urwirbels zeigt dieselben Verhältnisse wie früher; ihre äußere, gegen das Ektoderm gerichtete Fläche ist häufig rauh und uneben, indem einzelne Zellen mit ihren basalen Enden etwas weiter vorragen als ihre Nachbarn. Nichtsdestoweniger bleibt der Charakter eines einschichtigen Cylinderepithels gewahrt. Die mediale Lamelle zeigt, wie früher, so weit sie sich dem Medullarrohr anlegt, die Charaktere der lateralen Lamelle. Darauf folgt in der Höhe der Chorda die Muskelplatte mit den in die basalen Enden der Zellen eingelagerten Muskelfibrillen, die an Zahl zugenommen und die Kerne mehr gegen die spaltförmige Urwirbelhöhle gedrängt haben. Diese Kerne zeigen ein eigenthümliches Verhalten, das schon in sehr frühen Stadien (vgl. Fig. 2) angedeutet war. Sie färben sich viel weniger intensiv als die Kerne der übrigen Mesodermzellen und enthalten ungefähr in ihrer Mitte ein stark lichtbrechendes Chromatinkorn. Es ist dies kein eigentliches Kernkörperchen, sondern der Querschnitt einer langgestreckten, von vorn nach hinten laufenden Chromatinmasse; ich werde später noch darauf zurückkommen. Verfolgen wir die mediale Lamelle des Urwirbels noch weiter nach abwärts, so kommen wir lateral- und zugleich ventralwärts von der Chorda zu einer kleinen Ausbuchtung (*dv*). Der Boden und die Wände dieses Divertikels sind der Sitz einer sehr lebhaften Zellvermehrung; die neugebildeten Zellen schieben sich zunächst zwischen Chorda und Muskelplatte vor (*sk*) und drängen dadurch diese von der Seitenfläche der Chorda, der sie bisher angelegen hatte, ab. An der abgebildeten Schnitthälfte sieht man drei bis vier solcher Elemente. Diese Zellen bilden die erste Anlage der

axialen Bindesubstanz oder des Sklerotoms. Es ist das die erste Bindesubstanz, die im Rumpf des Embryo erscheint. Von einer Betheiligung der Gefäßwände an ihrer Bildung kann gar keine Rede sein. An dem abgebildeten Schnitte sieht man, dass der Boden des Divertikels sich auch gegen die Hypochorda, also zwischen Aorta und Chorda, vorschiebt.

Verfolgt man die mediale Lamelle des Urwirbels von diesem Divertikel an noch weiter nach abwärts, so sieht man, dass sie, bevor sie sich der Darmwand anlegt und in die viscerale Seitenplatte übergeht, die Seitenfläche der Aorta überzieht. An dem abgebildeten Schnitte sind die beiden Aorten von einander getrennt; zugleich ist die rechte weiter als die linke. Aber schon zwei Schnitte weiter vorn und eben so zwei Schnitte weiter hinten sind dieselben wieder mit einander verschmolzen; es wechseln eben, wie erwähnt, Stellen mit einfacher Aorta mit solchen mit doppelter in der Serie wiederholt ab. Die verschiedene Weite der beiden Aorten scheint ganz bedeutungslos zu sein; bald ist die rechte, bald die linke weiter. Nach hinten werden die Aorten enger und geben Bilder, wie sie früher (Fig. 3) weiter vorn zu sehen waren. In der Schwanzregion treten sie durch Anastomosen mit den Darmvenen in Verbindung. Die große Weite der Kopf- und Rumpfgefäße lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass die Cirkulation bereits begonnen hat; jedoch kann ich am primitiven Ektokard (dem visceralen Perikard) noch keine Muskelfibrillen sehen. Am lebenden Embryo habe ich nicht darauf geachtet. Das Blut besteht bloß aus Blutplasma; Blutkörperchen sind innerhalb der Embryonalanlage noch nicht vorhanden.

Das nächste Segment, also das 7. Gesammtsegment, zeigt den Anfang des Vornierenwulstes, der sich, wie gesagt, durch vier Segmente erstreckt. Noch weiter hinten, in ziemlich beträchtlicher Entfernung vom distalen Vornierenende, jedenfalls nicht vor dem 15. Gesammtsegmente, sieht man im Mesoderm die Keimzellen. Dies sind übrigens auch schon viel früher, jedenfalls schon bei Embryonen mit 26 Urwirbeln und wahrscheinlich bei noch jüngeren, wahrzunehmen. Ich habe sie auf Taf. X Fig. 7 von einem Embryo mit 38—40 Urwirbeln gezeichnet. Die Keimzellen sind große, rundliche oder ovale Zellen, deren Protoplasma von groben gelben Dotterkörnchen reichlich durchsetzt ist. Sie enthalten einen rundlichen, sich nur schwach färbenden Kern mit einem stark lichtbrechenden, scharf kontourirten Kernkörperchen. Die Keimzellen liegen sowohl in der

medialen als lateralen Lamelle des Mesoderms. Es wurde bereits bemerkt, dass die ventrale Urwirbelgrenze, welche im vorderen Theil des Rumpfes ungefähr in der Höhe der dorsalen Darmwand liegt, nach hinten mehr und mehr an der seitlichen Darmwand herabrückt. Man kann sich nun überzeugen, dass ein Theil der Keimzellen noch im Bereiche der Urwirbel gelegen ist. Dies ist selbst noch bei Embryonen mit 38—40 Urwirbeln der Fall. Es hat auf diese Thatsache unlängst RÜCKERT die Aufmerksamkeit gelenkt.

Die Entstehung des axialen Bindegewebes oder des Sklerotoms hat schon BALFOUR im Wesen ganz richtig erkannt. Er giebt an, dass derjenige Theil der medialen Lamelle jedes Urwirbels, der unmittelbar unter der Muskelplatte (BALFOUR's »muscle-band«) gelegen ist, zu proliferiren beginne und eine Anzahl von Zellen liefere, die alsogleich zwischen Muskel und Chorda hineinwachsen. Das kleine Divertikel, das die mediale Wand des Urwirbels an der betreffenden Stelle zeigt und das meiner Ansicht nach für die Auffassung des Processes von Wichtigkeit ist, hat BALFOUR nicht bemerkt. So richtig nun auch im Allgemeinen die von BALFOUR gegebene Beschreibung ist, so stehen doch die von ihm in der Monographie und dem Lehrbuch gegebenen Abbildungen damit in einem gewissen Gegensatz; denn diese zeigen das Sklerotom an zwei Stellen, nämlich dorsal- und ventralwärts von der Muskelplatte mit der medialen Lamelle des Urwirbels im Zusammenhang. Nachdem durch meine, in HERTWIG's Lehrbuch wiedergegebene Abbildung auf das Divertikel aufmerksam gemacht worden war, hat es auch ZIEGLER bei seiner, an BEARD's Präparaten angestellten Untersuchung über den Ursprung der »mesenchymatischen Gewebe« gefunden. Die Bemerkung, die er an die Mittheilung dieser Beobachtung knüpft, ist aber unrichtig; er sagt: »unterhalb derselben (sc. der kleinen Einkerbung) findet die Proliferation statt, welche zur Entstehung des neben Chorda und Medullarrohr vordringenden Bildungsgewebes (‚Sklerotom') führt.« Ich verstehe nicht, wie ZIEGLER zu dieser Angabe kommt.

In dem Stadium, welches ich hier der Beschreibung zu Grunde gelegt habe, ist die Bildung des Sklerotoms nur auf eine verhältnismäßig geringe Zahl von Segmenten beschränkt. Sie erstreckt sich nicht über das 11. bis 12. Gesammtsegment (6. bis 7. Rumpfsegment) hinaus; von da an ist zwar ein Divertikel vorhanden, aber es haben sich noch keine Zellen zwischen Chorda und Muskelplatte vorgeschoben.

Der nächste Embryo, den ich der Beschreibung zu Grunde lege, hatte 45—46 Urwirbel und vier scharf begrenzte innere Kiemenfurchen. Die nähere Charakteristik ist folgende: Die Augenblase sitzt an einem tief eingeschnürten Stiel; ihre äußere, gegen das Ektoderm gerichtete Wand ist abgeflacht, das Ektoderm darüber aber kaum dicker als in der Umgebung. Die erste Kopfhöhle ist gut ausgebildet und steht durch einen hohlen Gang mit der der Gegenseite in Verbindung. Die Gehörgrube ist sehr tief, der Durchmesser ihrer Eingangsöffnung ungefähr von derselben Länge wie die größte Tiefe der Grube. Die Nasengrube ist eben als mäßig tiefe Einsenkung bemerkbar; das Epithel der Grube ist etwas dicker als das Epithel der Umgebung. Die Herzhöhle ist nach vorn bis zur zweiten Kiemenfurche einfach; hier spaltet sich das Endothelrohr in die beiden Aorten, welche einen ventralen Zellenwulst des Vorderdarmes, der schon lange vorgebildet war, zwischen sich fassen. Die Zellen dieses Wulstes zeichnen sich durch ihren großen Gehalt an Dotterkörnern aus. Dieser Wulst ist die Anlage der Thyreoidea. Die Mitte des Herzschlauches besitzt kein Mesokard; es ist also hier auch das dorsale Mesokard geschwunden. Im Ektokard (visceralen Perikard) deutliche Muskelfibrillen. Die beiden Aorten sind im Rumpf nur an sehr wenigen Stellen durch eine mediane Scheidewand getrennt; im Übrigen sind sie bis nahe an die Stelle des künftigen Afters verschmolzen. Die Vorniere ist noch gut entwickelt. Die Nervenleiste reicht bis über die hintere Darmpforte. Die Hypochorda hat sich sowohl im Rumpf als im Kopf in größerer Ausdehnung vom Darm abgelöst; im Rumpf bis etwas hinter die Stelle, bis zu der die Aorten verschmolzen sind. Der Ösophagus ist solid. Das Ektoderm zeigt von der vierten Kiemenfurche an bis in die Nähe der vorderen Darmpforte an den Seiten des Körpers eine Verdickung; diese verdickte Ektodermplatte, deren Bedeutung wir noch später kennen lernen werden, reicht dorsalwärts ungefähr bis in die Höhe der unteren Chordafläche, ventralwärts nicht ganz bis zur unteren Fläche des Kiemendarmes und Ösophagus.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 5 Taf. X) zeigt uns vor Allem, dass die dorsale Kante des Urwirbels (*uk*) weiter nach aufwärts reicht als früher. Sie hat das aus der Ganglienleiste hervorwachsende Spinalganglion (*sg*) erreicht und beginnt sich an dessen lateraler Seite emporzuschieben. Das Spinalganglion selbst liegt dabei der Seitenfläche des Medullarrohres dicht an. Ferner können wir uns durch Untersuchung der nächst vorderen und hinteren Schnitte

überzeugen, dass die ventrale Urwirbelgrenze (*ug*) sich noch weiter nach aufwärts verschoben hat, so dass der Urwirbel in gar keiner Beziehung mehr zur seitlichen Darmwand steht. Die ventrale Urwirbelgrenze fällt in der vorderen Hälfte des Rumpfes zu dieser Zeit ziemlich genau mit der unteren Fläche der Aorta zusammen. Wir dürfen daher auch denjenigen Theil der Leibeshöhle, welcher nach abwärts von der mit *ug* bezeichneten Stelle zwischen den beiden Mesodermlamellen eingeschlossen ist, nicht mehr der Urwirbelhöhle zurechnen. Man sieht daraus zugleich, wie innig Urwirbelhöhle und ventrales Cölom zusammenhängen. Eigenthümlich bleibt aber dabei, dass die Seitenplatten auch jetzt noch eine allerdings kurze Strecke dicht an einander liegen und erst weiter unten aus einander weichen. Es ist dies übrigens nicht überall der Fall; in einem großen Theile der hinteren Rumpfhälfte stehen die Seitenplatten mit einander nicht mehr in Kontakt.

Der Querschnitt ist auch noch in anderer Hinsicht lehrreich. So sehen wir, dass die Muskelplatte in dorsoventraler Richtung an Ausdehnung gewonnen hat. Während sie früher kaum bis zur Höhe der oberen Chordafläche reichte, ragt sie jetzt noch ein wenig darüber hinaus. Ventralwärts reicht sie dagegen nicht weiter wie früher. Die Einschichtigkeit des Muskelepithels, sowie die typische Lagerung der Kerne in den freien und der Muskelfibrillen in den basalen Enden der Zellen sind eben so scharf zu sehen wie in den vorhergehenden Stadien. Die scharfe Grenze, welche die Muskelplatte von der lateralen Lamelle des Urwirbels scheidet, lässt sich nach abwärts bis zu dem noch erhalten gebliebenen Rest der Urwirbelhöhle verfolgen. Das Sklerotom (*sk*) ist zu einer ziemlich mächtigen Platte geworden, die sich zwischen Chorda und Muskelplatte einschiebt und, nach oben dünn auslaufend, an der Seite des Medullarrohres in die Höhe dringt. Zwischen Chorda und Muskelplatte ist sie im Allgemeinen zwei Zellen dick, nach oben läuft sie in eine einfache Schicht aus und nach unten, gegen den Ort ihres ersten Entstehens, wird sie am mächtigsten. Von hier schiebt sich auch ein kleiner Fortsatz zwischen Chorda und Aorta, in der Richtung gegen die Hypochorda, vor. Ein Divertikel ist in diesem Stadium meistens nicht mehr wahrzunehmen. Die scharfe Grenze, welche das Sklerotom von der Muskelplatte scheidet, reicht nicht bis zur Urwirbelhöhle herab, sondern hört in geringer Entfernung davon ganz plötzlich auf. Die mediale Lamelle des Urwirbels überzieht sodann noch die seitliche und zugleich nach abwärts gewendete

Fläche der Aorta, um sich von hier in die viscerale Seitenplatte fortzusetzen.

An der ventralen Fläche der Aorta begegnen sich die beiderseitigen visceralen Seitenplatten und bilden, indem sie sich dicht an einander legen und zur dorsalen Darmwand ziehen, ein dorsales Mesenterium (*me*). Es ist interessant, die Processe zu verfolgen, welche die dorsale Darmwand allmählich von der Chorda abdrängen. Zuerst bildet sich die Hypochorda und dadurch wird der Kontakt zwischen Darm und Chorda aufgehoben (Fig. 3); dann schieben sich die beiden Aorten zwischen Hypochorda und Darm und vereinigen sich mit einander (Fig. 4); endlich begegnen sich die beiderseitigen visceralen Seitenplatten unterhalb der Aorta und bilden ein dorsales Mesenterium (Fig. 5).

Von den Seitenplatten ist wenig zu berichten. Die viscerale Lamelle ist in der vorderen Hälfte des Rumpfes um eine Spur dicker als die parietale; am dicksten ist sie dort, wo sie mit der der Gegenseite zur Bildung des Mesenteriums zusammenstößt. Übrigens ist in diesem Stadium ein Mesenterium nur in dem vordersten Abschnitt des Rumpfes entwickelt; es reicht nach hinten bis etwa zum distalen Vornierenende. Hinter dieser Stelle sind die Verhältnisse denen ähnlich, welche wir in früheren Stadien auch am Vorderende des Rumpfes angetroffen haben. Wie früher, kann man auch jetzt in einiger Entfernung vom distalen Ende des Vornierenwulstes in den beiden Lamellen des Mesoderms die Keimzellen wahrnehmen (Fig. 8 Taf. X). Ihre Beziehungen zu den Urwirbeln und Seitenplatten sind noch im Wesentlichen die gleichen geblieben.

Der nächste Embryo hatte ungefähr 56 Urwirbel. Die fünfte innere Kiemenfurche war gut ausgebildet und scharf begrenzt, die zweite durchgebrochen, die erste und dritte im Durchbruch begriffen. Das dorsale, unmittelbar unter dem Gehörbläschen gelegene Ende der zweiten Kiemenspalte bildete eine sehr weite Öffnung. Bei Embryonen dieses Alters ist die Augenblase bereits zu einem doppelwandigen Becher eingestülpt; die Linsenanlage, die sich zuerst bei Embryonen mit 48—50 Urwirbeln als ziemlich scharf umschriebene verdickte Ektodermplatte (Linsenplatte) bemerkbar macht, stellt in diesem Stadium eine sehr dickwandige Grube mit verhältnismäßig kleiner Höhle dar. Das Gehörbläschen steht nur mehr durch einen engen, mit hohem Cylinderepithel bekleideten Gang mit der Oberfläche in Verbindung. Die Nasengrube ist nach vorn zu erheblich vertieft. Das Herz stellt einen S-förmig gebogenen Schlauch dar,

der in großer Ausdehnung kein Mesokard mehr besitzt. Die Mundöffnung ist eben durchgebrochen und bildet einen sagittalen Spalt. Der Rest der Rachenhaut springt als kleine Falte von der dorsalen Wand der Mundhöhle vor und scheidet zwei kleine Gruben von einander; die vordere, tiefere, stellt die Hypophysentasche, die hintere, seichtere, die SEESSEL'sche Nebentasche vor. Erstere ist vom Ektoderm, letztere vom Entoderm bekleidet. Der Ösophagus ist, wie früher, solid. Unmittelbar vor der vorderen Darmpforte macht sich die erste Anlage der Leber bemerkbar. Die Vorniere hat das Höhestadium ihrer Ausbildung längst überschritten und ist in Rückbildung begriffen. Die Nervenleiste reicht bis in die Schwanzregion. Die Hypochorda ist überall von ihrem Mutterboden losgelöst; die beiden Aorten haben sich bis in den Schwanz mit einander vereinigt. Die früher erwähnte Ektodermverdickung an den Seiten des vorderen Rumpfendes ist noch schärfer gegen die Umgebung abgegrenzt und ihre Zellen sind noch mehr in die Höhe gewachsen.

Der abgebildete Schnitt (Fig. 6 Taf. X) geht durch das vordere Ende des Rumpfes, etwas hinter der Leberanlage. Obwohl das Mesoderm im Allgemeinen dieselben Verhältnisse bietet wie früher, zeigen sich doch im Einzelnen einige Veränderungen, die von Wichtigkeit sind. Vor Allem fällt es auf, dass die dorsale Urwirbelkante (*uk*) bedeutend weiter nach aufwärts reicht als früher. Während sie noch bei Embryonen mit 46 Urwirbeln kaum bis zur halben Höhe des Medullarrohres reichte, erstreckt sie sich jetzt etwa bis zur Grenze zwischen mittlerem und dorsalem Drittel desselben. Die ventrale Urwirbelgrenze (*ug*) liegt noch ein klein wenig höher als früher. Die Muskelplatte, die an Dicke nicht unbeträchtlich zugenommen hat, dabei aber einschichtig geblieben ist, zeigt die einseitige Lagerung der Muskelfibrillen in ungemein klarer und unzweideutiger Weise; die Muskelkerne erscheinen ganz nach der freien, gegen die laterale Urwirbellamelle gerichteten Seite der Zellen verdrängt. Das Sklerotom hat an Mächtigkeit bedeutend gewonnen; es ist zwischen Chorda und Muskelplatte ungefähr drei Zellen dick, erstreckt sich nach aufwärts an der Seite des Medullarrohres ziemlich weit in die Höhe und nimmt nach abwärts gegen den Ort seines ersten Entstehens an Dicke noch erheblich zu. Von hier aus dringen Zellen gegen die Hypochorda vor, welche das Bestreben zeigen, sich mit denen der Gegenseite zu vereinigen und die Chorda ventralwärts zu umwachsen. An dieser Stelle, also in dem Winkel zwischen unterer Chordafläche und Aorta, ist aber das Sklerotom schon jetzt lockerer gewebt, als in

den übrigen Partien. Von den Grenzlinien zwischen lateraler Urwirbellamelle und Muskelplatte, sowie zwischen dieser und Sklerotom gilt dasselbe wie früher.

Da wir die ventrale Urwirbelgrenze an die mit *ug* bezeichnete Stelle zu verlegen haben, so geht daraus hervor, dass die Leibeshöhle (*lh*) in jeden Urwirbel ein kleines Divertikel sendet, welches eigentlich einen Rest der ursprünglich sehr weiten Urwirbelhöhle darstellt.

Die beiden Seitenplatten zeigen zunächst in so fern eine Veränderung, als sie überall auf große Entfernung aus einander gewichen sind, so dass die Leibeshöhle an Ausdehnung sehr bedeutend gewonnen hat. Das dorsale Mesenterium (*me*), zu welchem die beiden visceralen Platten an der ventralen Fläche der Aorta zusammentreten, ist beträchtlich länger geworden und zeigt auch in so fern eine weitere Ausbildung, als es sich jetzt schon durch den ganzen Rumpf erstreckt. Auch sonst machen sich an den Seitenplatten noch einige wichtige Eigenthümlichkeiten bemerkbar, die indessen erst bei der Beschreibung des nächsten Stadiums in Betracht gezogen werden sollen.

Von anderen Veränderungen, welche sich an dem abgebildeten Schnitte im Vergleich mit früheren Stadien zu erkennen geben, hebe ich nur eine hervor; sie betrifft die Chorda. Während in den Stadien, denen die Fig. 1—4 entnommen sind, die Kerne der Chordazellen in der Mitte gelegen waren, beginnen sie schon bei Embryonen mit 45—46 Urwirbeln die Mitte zu verlassen und nach der Peripherie zu rücken. Diese Verschiebung der Chordakerne hat bei Embryonen mit 56—58 Urwirbeln noch weitere Fortschritte gemacht (Fig. 6). Es wurde schon von BALFOUR auf diese Thatsache hingewiesen.

Nachträgliche Bemerkung. Nachdem der erste Theil dieser Abhandlung längst abgeschlossen und dem Druck übergeben war, sind einige, für die Frage nach der Gastrulation und Mesodermbildung der Amnioten wichtige Arbeiten erschienen. Ich erwähne nur BONNET's »Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer« und KEIBEL's Untersuchungen »zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern« (beide im Arch. für Anat. und Physiol. 1889); so hoch ich diese Arbeiten auch anschlage, so haben sie doch an meiner Auffassung der Gastrulation und Mesodermbildung nichts geändert. Ferner möge hier noch nachträglich einer Abhandlung Erwähnung gethan

sein, die mir früher leider entgangen war; es ist dies DUVAL's vortreffliche Untersuchung »de la formation du blastoderme dans l'oeuf d'oiseau« (Ann. d. scienc. nat. 1884). Was ich früher bei Besprechung einer anderen Arbeit DUVAL's über dessen Abbildungen gesagt habe, kann für diese Arbeit in keiner Weise gelten; eben so wenig auch für die Zeichnungen in seinem neuen prachtvollen »Atlas d'embryologie«. Einige der in jener Abhandlung mitgetheilten Beobachtungen scheinen meinen Erörterungen zu widersprechen; so z. B. die Angabe, dass beim Huhn die erste Furche, wie KÖLLIKER vermuthete, in der hinteren Hälfte der Keimscheibe auftrete. Die meisten Angaben jedoch können, wie ich glaube, leicht mit meinen Auseinandersetzungen in Einklang gebracht werden.

II.

Mit Tafel IV—VII aus »Morphol. Jahrbuch«. XIX. Bd. 1. Heft.

Pristiurusembryonen mit 63 Urwirbeln besitzen fünf Kiemenfurchen, von denen die ersten drei durchgebrochen sind, also Spalten bilden. Die äußere Lamelle der sekundären Augenblase, die Anfangs ungefähr dieselbe Dicke hatte, wie die innere, ist beträchtlich dünner geworden und wird von der inneren um das Zwei- bis Dreifache an Dicke übertroffen. Die Linse steht noch mit dem Ektoderm in Zusammenhang und an der Verlöthungsstelle gewahrt man eine kleine, von erhöhten Rändern umgebene trichterförmige Grube; im Übrigen ist die Linse ein ziemlich ansehnlicher, kugeliger, solider Zellkörper. Das Gehörbläschen ist seitlich komprimirt oder, vielleicht richtiger ausgedrückt, sein proximal-distaler Durchmesser ist erheblich länger, als sein querer; der Ductus endolymphaticus zieht schief nach hinten und oben, mit leichter Ablenkung nach außen. Die vorn etwas tiefere Nasengrube ist mehr eingesenkt als früher. In diesem Stadium beginnt sich die Epiphysis zu bilden; sie stellt ein kleines, halbkugeliges, mit breiter Basis etwa der Mitte der dorsalen Wand des Zwischenhirnes aufsitzendes Bläschen dar. Wie früher ist auch jetzt noch der Ösophagus solid. Die Leberanlage besteht aus einem rechten, linken und ventralen Divertikel; das ventrale ist etwas nach vorn gerichtet. Sie liegt im Bereiche des vierten und fünften Urwirbels. Hinter ihr, im Bereiche des sechsten und siebenten Urwirbels, liegt die Pankreasanlage; sie stellt eine kleine, mit verdicktem Epithel bekleidete Ausbuchtung der dorsalen

Darmwand dar. Es entsteht also das Pankreas etwas später als die Leber: denn diese haben wir schon bei Embryonen mit 56 Urwirbeln gefunden; ja man kann die erste Andeutung derselben, wenn man auf die betreffende Stelle genau achtet, schon bei Embryonen mit 52 Urwirbeln sehen. Der Dotterstiel reicht bei Embryonen mit 63 Urwirbeln vom fünften bis zum fünfzehnten Segmente. Dieses Stadium ist das jüngste, in welchem ich den Hypoglossus und die ventralen Wurzeln der Spinalnerven sehen kann.

Embryonen mit 66—68 Urwirbeln unterscheiden sich trotz der geringen Altersverschiedenheit doch in mehrfacher Beziehung von den beschriebenen. Von den fünf scharf begrenzten Kiemenfurchen sind die vier ersten durchgebrochen und hinter der fünften ist noch die Anlage einer sechsten, noch nicht sehr scharf begrenzten bemerkbar. Das innere Blatt der sekundären Augenblase ist etwa viermal so dick, als das äußere. Die Linse hat sich vollständig vom Ektoderm losgelöst, doch ist die frühere Verlöthungsstelle noch an gewissen Eigenthümlichkeiten des Ektoderms erkennbar; im Inneren der Linse ist ein kleiner, unregelmäßiger, excentrisch gelegener Hohlraum aufgetreten, so dass man jetzt von einem Linsenbläschen sprechen und an demselben eine innere und äußere Wand unterscheiden kann. Die innere Wand ist viel dünner als die äußere und besteht aus einer einzigen Schicht mäßig hoher Cylinderzellen; die äußere Wand ist mehrschichtig und aus rundlichen Zellen zusammengesetzt. Es ist dies ein Verhalten, welches meines Wissens in keiner anderen Wirbelthierklasse angetroffen wird; denn überall ist gleich nach der Abschnürung die äußere Wand beträchtlich dünner, als die innere. Der Augenblasenstiel ist in die Länge gewachsen und setzt sich schärfer gegen die Augenblase und das Zwischenhirn ab. Die Mundöffnung ist in der Mitte etwas breiter geworden, hat aber noch die Form eines sagittalen Spaltes. Die Thyreoideaanlage beginnt sich schärfer zu sondern; sie schiebt sich zwischen die beiden Äste, in welche die Aorta nach vorn aus einander weicht und erstreckt sich nach hinten noch eine kleine Strecke unter die ventrale Wand des Aortenstammes. Überdies fällt in dieses Stadium, wie wir später noch sehen werden, die Entstehung der Urnierenkanälchen.

Der abgebildete Schnitt, Fig. 1, Taf. IV, der einem Embryo dieses Stadiums entnommen ist, trifft das rechte und linke Leberdivertikel (l_1 und l_2), geht also durch den fünften Urwirbel. Das linke Divertikel erscheint etwas größer, oder wenigstens mehr in die Quere gestreckt, als das rechte. Den beiden Divertikeln liegen

die beiden Venae omphalomesentericae auf; dem rechten die sehr schwache rechte (*om.d*), dem linken die außerordentlich weite linke (*om.s*). Beide treten, wie man an den mehr nach vorn gelegenen Schnitten sehen kann, getrennt in den Sinus venosus des Herzens ein. Das ventrale Leberdivertikel ist an dem abgebildeten Schnitte nicht zu sehen; es liegt etwas weiter vorn, im Bereiche des vierten Urwirbels. In etwas späteren Stadien sieht man alle drei Divertikel an einem und demselben Schnitte.

Was das Mesoderm betrifft, so ist über die Urwirbel wenig Neues zu berichten; ich möchte nur auf zwei Punkte aufmerksam machen. Der Schnitt geht ziemlich genau durch die Mitte eines Spinalganglions und man sieht nun, dass an dieser Stelle das Sklerotom in hohem Grade verdünnt ist; zwischen Spinalganglion und inneres Blatt der Hautmuskelplatte schieben sich nur einige wenige Zellen vor. Das Spinalganglion selbst reicht fast bis an die untere Grenze des Medullarrohres. Ferner sieht man, dass das Sklerotom an der Seite des Medullarrohres emporgewachsen ist und sich über demselben mit dem Sklerotom der Gegenseite zur Membrana reuniens dorsalis verbunden hat. Es ist das die erste Verbindung, welche die Urwirbel der beiden Körperhälften im Rumpfe mit einander eingehen. Über die Lage der ventralen Urwirbelgrenze kann nach dem abgebildeten Schnitte kein Zweifel sein.

Was die Seitenplatten betrifft, so sieht man zunächst wieder, dass sich die beiden visceralen Lamellen ventralwärts von der Aorta zu einem langen dorsalen Mesenterium an einander legen; ein solches fehlt nur der Kloake und dem postanalen Darm, wo also dorsale Darmwand und ventrale Wand der Aorta unmittelbar an einander grenzen. Interessant ist, dass in diesem Stadium auch der Ösophagus fast in seiner ganzen Länge ein solches Mesenterium besitzt; in geringerer Ausdehnung ist dies übrigens schon bei etwas jüngeren Embryonen der Fall. Die viscerale Seitenplatte zeigt an dem abgebildeten Schnitte noch in ihrer ganzen Ausdehnung den Bau eines einschichtigen Epithels, das um so niedriger wird, je weiter es nach außen und unten zieht. Wie wir aber gleich noch sehen werden, ist der Bau dieser Seitenplatte nicht in allen Regionen des Embryo derselbe. Indessen wollen wir zunächst noch die parietale Platte an dem abgebildeten Schnitte näher betrachten. Wir bemerken da vor Allem, dass sich zwischen den Anfang dieser Platte und die ventrale Urwirbelgrenze die hintere Kardinalvene (*cv.p*) eingeschoben hat, die sich weiter vorn mit der vorderen zum Ductus Cuvieri ver-

einigt. In einiger Entfernung von der Umschlagstelle der visceralen Seitenplatte in die parietale, lateralwärts von der hinteren Kardinalvene, gewahrt man einen ziemlich lebhaften Wucherungsprocess der Seitenplatte, der, wie die Folge lehrt, allmählich zur Bildung mächtiger Massen embryonalen Bindegewebes führt. Man kann diesen Wucherungsprocess schon mit verhältnismäßig schwachen Vergrößerungen (Fig. 1) erkennen, noch deutlicher tritt er uns aber bei starken Vergrößerungen entgegen (Fig. 2). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass hier an einzelnen, wie es scheint, regellos zerstreuten Stellen eine lebhafte Vermehrung der Elemente der bis dahin einschichtigen Seitenplatte statt hat und dass einzelne Zellen aus der Reihe ihrer Genossen gedrängt werden, um die Grundlage eines embryonalen Bindegewebes zu bilden. Wie wir noch sehen werden, ist es von großer, allgemeiner Bedeutung, dass dieser Process erst in einiger Entfernung von der Mittellinie, lateralwärts von der hinteren Kardinalvene, beginnt und dass von hier aus die Wucherungszone sich ziemlich weit nach der Seite erstreckt.

Hat man einmal an Embryonen dieses Alters den beschriebenen Process erkannt, so gelingt es nicht schwer, denselben in frühere Stadien zurückzuverfolgen. Fig. 3 stellt einen Theil eines Schnittes durch einen Embryo mit 50—51 Urwirbeln dar. Von einer hinteren Kardinalvene ist hier noch keine Spur zu sehen. Die Wucherungszone der parietalen Seitenplatte ist ungefähr von derselben Breite. wie in dem früher beschriebenen Stadium. An mehreren, in der Figur mit einem Sternchen (*) bezeichneten Stellen sieht man dort, wo die Seitenplatte ihre Einschichtigkeit verliert, kleine Divertikel der Leibeshöhle in die proliferirenden Zellmassen eindringen, so dass es den Anschein gewinnt, als ob die Bildung des embryonalen Bindegewebes hier in ziemlich großer Ausdehnung mit einer Faltenbildung der parietalen Seitenplatte einherginge. Ich kann mich dieser Auffassung in der That nicht verschließen: je mehr Präparate ich daraufhin durchmustert habe, um so mehr hat sich in mir die Überzeugung befestigt, dass die Bildung von Bindegewebe keineswegs ausschließlich in der Weise erfolgt, dass die Zellen epithelialer Membranen sich senkrecht auf die Oberfläche theilen, sondern dass sie in mehr oder weniger ausgedehntem Maße an die Faltenbildung epithelialer Lamellen geknüpft ist.

Es braucht wohl nicht erst hervorgehoben zu werden, dass von einer Betheiligung der Gefäßwände an der Bildung des Bindegewebes

hier eben so wenig die Rede sein kann, wie bei der Entstehung des Sklerotoms.

Ich kehre nun wieder zur Betrachtung der Vorgänge zurück, die sich an der visceralen Seitenplatte abspielen. Während diese an den Schnitten, welche die Leberanlage treffen (Fig. 1), überall den Charakter eines einschichtigen Epithels besitzt, zeigt sie etwas weiter hinten und zwar regelmäßig von der Stelle an, an welcher sich das Pankreas bildet, ein anderes Bild. Fig. 4 zeigt einen Theil eines Schnittes durch einen Embryo mit 63 Urwirbeln; der Schnitt ist unmittelbar vor der hinteren Darmpforte durch den Rumpf des Embryo gelegt. Er zeigt zunächst im Mesenterium rechterseits (in der Figur links) eine durch ihre Form, ihren Körnchenreichthum, ihre Farbe und ihren Kern leicht kenntliche Urkeimzelle, und zwischen Entoderm und visceraler Seitenplatte mehrere Gefäßquerschnitte. Von den beiden Lamellen, aus welchen das Mesenterium besteht, zeigt die rechte dort, wo sie an den Darm tritt, eine Falte (*), und vom Grund und den Wänden dieser Falte geht eine reichliche Proliferation von Zellen aus, die sich der dorsalen Darmwand innig anlegen. Die linke Lamelle des Mesenteriums zeigt keine solche Faltenbildung; denn wenn auch ab und zu, wie auch an dem abgebildeten Schnitte, die eine oder andere Zelle etwas aus der Reihe ihrer Nachbarn heraustritt, so kommt es doch, wie ein Vergleich mit den nächst vorderen oder hinteren Schnitten dieses und zahlreicher anderer älterer oder gleichaltriger Embryonen lehrt, hier nie zur Bildung einer ähnlichen Falte, wie auf der rechten Seite. Verfolgt man die Serie nach hinten, so kann man die Falte der rechten Mesenteriallamelle noch an einer großen Zahl von Schnitten sehen. Fig. 5 zeigt uns einen Schnitt ungefähr aus der Mitte zwischen hinterer Darmpforte und Kloake. Wir erkennen sofort wieder die Falte der rechten Lamelle des Mesenteriums und sehen, dass auch hier vom Boden und den Wänden der Falte eine lebhafte Zellproliferation ausgeht und dass die neugebildeten Zellen sich der dorsalen Wand des Entodermrohres anlegen. Der Darm zeigt hier in so fern eigenthümliche Verhältnisse, als seine dorsale Wand fast doppelt so dick ist, als die ventrale; weiter hinten sind dorsale und ventrale Wand ungefähr gleich dick; vor der Kloake, an dieser selbst und darüber hinaus ist die ventrale Wand dicker und zugleich reicher an Dotterkörnchen als die dorsale. Die Mesenterialfalte hört in einiger Entfernung von der Kloake auf und damit endigt auch der Zellstrang, dessen Bildung mit dieser Falte

zusammenhängt. Nach vorn kann man diesen Zellstrang bis zu der Pankreasanlage verfolgen; doch liegt er hier nicht dorsalwärts vom Pankreasdivertikel, sondern an dessen rechter Seite; linkerseits ist auch hier keine Spur eines derartigen Stranges zu sehen. Später, bei Embryonen mit 66—68 Urwirbeln, wenn sich die Zellen des Stranges weiter vermehrt haben, drängen sie die Wand des Entodermrohres in das Lumen vor und es entsteht dadurch ein langgezogener Wulst, der an der rechten Seite des Pankreas, dort, wo sich dieses in den Darm öffnet, beginnt und hinter der Pankreasanlage an der dorsalen Darmwand weiterzieht. Wie die weitere Entwicklung lehrt, ist dieser Wulst nichts Anderes, als die Anlage der Spiralklappe; diese wird also nicht von Anfang an in ihrer typischen Form angelegt, sondern tritt zunächst unter dem Bilde einer Längsfalte in die Erscheinung. Man hat bekanntlich die Spiralklappe des Selachierdarmes mit der Längsfalte im Darm der Petromyzonten verglichen und dieser Vergleich gewinnt nach dem Gesagten eine entwicklungsgeschichtliche Basis.

Das beschriebene Stadium mit 63 Urwirbeln ist nicht das jüngste, in welchem man die erwähnte Faltenbildung der rechten Mesenteriallamelle wahrnehmen kann; die erste Andeutung des Processes kann ich schon an einem Embryo mit 52 Urwirbeln sehen. Doch haben sich hier an der Stelle, an welcher die Faltenbildung beginnt, die beiderseitigen visceralen Seitenplatten noch nicht zur Bildung eines Mesenteriums an einander gelegt. Die Faltenbildung beginnt in diesem Stadium an einer Stelle, die ziemlich weit hinter der späteren Pankreasanlage, ja sogar hinter dem distalen Ende der Vorniere gelegen ist. Einen Schnitt aus der Gegend, in welcher bei dem Embryo mit 52 Urwirbeln die Faltenbildung der rechten Splanchnopleura am deutlichsten zu sehen ist, habe ich in Fig. 6 Taf. IV abgebildet. Ein Gefäß ist in der Nähe der Stelle, wo sich die viscerale Seitenplatte einfaltet, noch nicht zu sehen und es kann daher auch nicht angenommen werden, dass sich ein solches an dem beschriebenen Process betheiligt.

Der Zellstrang, der die Grundlage der Spiralklappe bildet, und der, wie erwähnt, ausschließlich aus der rechten Mesenteriallamelle hervorgeht, ist ziemlich scharf gegen die Umgebung abgegrenzt und dokumentirt sich seinem ganzen Aussehen nach als etwas Eigenartiges. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass aus ihm das adenoide Gewebe der Spiralklappe hervorgeht; es wäre dies

Angesichts der neueren Beobachtungen und Erörterungen STÖHR's von größerer, allgemeiner Bedeutung.

Das Bindegewebe, das in der beschriebenen Weise aus der rechten Splanchnopleura den Ursprung nimmt, ist keineswegs das einzige, das aus den visceralen Seitenplatten entsteht. Vielmehr sieht man während einer langen Dauer der Entwicklung, am häufigsten wohl bei Embryonen mit 66—76 Urwirbeln, an verschiedenen Stellen, namentlich am Mesenterialansatze, in Theilung begriffene Zellen, deren Theilungsachsen so gestellt sind, dass die eine der beiden Tochterzellen im Verbande des Epithels verbleiben muss, während die andere zu einer embryonalen Bindegewebszelle wird. Zuweilen mögen übrigens auch hier kleine Einfaltungen der Splanchnopleura eine Rolle bei der Bindegewebsbildung spielen. Das so entstehende Gewebe unterscheidet sich aber ziemlich scharf und schon frühzeitig durch seine lockere Beschaffenheit von dem mehr derben, kompakten Gewebe, welches den erwähnten Zellstrang der Spiralklappe aufbaut.

Ich bezeichne das gesammte, aus den Seitenplatten entstehende Bindegewebe als viscerales, obwohl ich mir bewusst bin, dass diese Bezeichnung nicht ganz zutreffend ist. —

Das nächste Stadium betrifft Embryonen mit 74—76 Urwirbeln. Bei solchen ist die sechste innere Kiemenfurche scharf begrenzt und erreicht das Ektoderm; die ersten vier Kiemenfurchen sind durchgebrochen, die fünfte ist im Durchbruche begriffen. Am Hinterrande des zweiten und dritten Kiemenbogens findet sich je ein kleines Knötchen als erste Anlage eines Kiemenfadens; das Knötchen am zweiten Bogen ist etwas größer als das am dritten. Die Höhle des Linsenbläschens ist jetzt etwas weiter, auf dem Querschnitte meist dreieckig, die äußere Wand des Bläschens aber noch erheblich dicker als die innere; jedoch beginnen sich die Zellen der äußeren Wand epithelial anzuordnen. Die Stelle, an der sich die Linse vom Ektoderm abgelöst hat, ist noch ziemlich deutlich erkennbar. Das Gehörbläschen beginnt nach vorn, hinten und unten Aussackungen zu bekommen; der Ductus endolymphaticus zeigt den Beginn einer Abknickung in rechtem Winkel. Die Epiphysis hat sich an der Basis tief eingeschnürt und sitzt auf einem dünnen Stiele. In dieses Stadium fällt der erste, eben merkbare Anfang der Entwicklung eines Ramus ophthalmicus superficialis major und eines Ramus buccalis des Facialis. Außerdem beginnt sich jetzt der Grenzstrang des Sympathicus zu bilden. Das rechte und linke Leberdivertikel fangen

an, hohle Sprossen zu treiben. Das Pankreasbläschen vertieft sich nach vorn zu.

Ich schließe hieran gleich eine Charakteristik von Embryonen mit 83—87 Urwirbeln. Bei solchen sind fünf Kiemenfurchen durchgebrochen, die sechste im Durchbruche begriffen. Bei einem Embryo mit 83 Urwirbeln habe ich am zweiten Kiemenbogen drei, am dritten zwei und am vierten ein Knötchen gezählt; bei einem Embryo mit 87 Urwirbeln hatte die Zahl der Knötchen am zweiten bis vierten Bogen zugenommen und es trug auch der fünfte an seinem Hinterrande ein kleines Knötchen. Das Linsenbläschen zeigt jetzt die für alle Cranioten typischen Verhältnisse; der Querschnitt seiner Höhle ist sichelförmig geworden und die mediale Wand springt polsterartig in das Lumen vor. Doch scheint die Ausbildung nicht immer gleichen Schritt zu gehen; denn bei einem Embryo mit 83 Urwirbeln hatten sich schon alle Zellen der äußeren Lamelle epithelial angeordnet, bei einem Embryo mit 87 Urwirbeln aber noch nicht. Das Stadium mit 87 Urwirbeln war das jüngste, in welchem ich einen Ramus lateralis vagi sehen konnte; er erstreckte sich bei zwei Embryonen dieses Alters nur über drei Segmente, reichte also noch nicht über die Kiemenregion hinaus. Die Thyreoidea beginnt bei Embryonen dieses Stadiums Sprossen zu treiben; sie hängt nur noch mittels eines dünnen Stieles mit dem Epithel des Bodens der Mundhöhle zusammen und reicht nach hinten bis zu der proximalen Verlängerung der Perikardialhöhle. Zwischen den an Zahl vermehrten Leberschläuchen beginnen sich die Venae omphalomesentericae in ein Kapillarnetz aufzulösen. Das ventrale Leberdivertikel giebt sich durch die Dicke seiner Wand schon jetzt als etwas Besonderes zu erkennen; wie früher, bleibt es frei von Seitensprossen. Das Pankreas ist nach vorn noch mehr vertieft, zeigt aber noch keine Sprossen.

Ich habe in Fig. 9 Taf. IV einen Schnitt abgebildet, der in der Höhe des Pankreas durch den Rumpf eines Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln gelegt wurde. Der Schnitt geht durch die Mitte eines Spinalganglions (*sg*) und zeigt, dass dasselbe nicht bloß bedeutend in die Länge gewachsen ist, sondern auch nach unten in eine zipfelförmige Verlängerung ausläuft, von der ein dünner Zellstrang an der medialen Fläche der Hautmuskelplatte nach abwärts zieht, um schließlich mit einer spindelförmigen Anschwellung zu endigen (*sy.g*). Wie ein Vergleich mit älteren Stadien lehrt, ist die Anschwellung nichts Anderes als die Anlage eines sympathischen Ganglions. Es tritt uns

also in diesem Stadium der genetische Zusammenhang des Grenzstranges des Sympathicus und der Spinalganglien ungemein deutlich entgegen. In diesem frühen Stadium wurde der Sympathicus bisher noch nicht wahrgenommen. — Es muss bemerkt werden, dass auf den Schnitten, welche die Spinalganglien treffen, von den ventralen Wurzeln der Spinalnerven nichts zu sehen ist; wie wir später sehen werden, liegen diese stets vor den Ganglien. —

Der abgebildete Schnitt geht ungefähr durch den zehnten Urwirbel, trifft denselben etwas schief und enthält daher auch noch das ventrale Ende des vorhergehenden Urwirbels (*uw'*); die Hautmuskelplatte reicht jetzt erheblich weiter herab als früher und schiebt sich lateralwärts über den Wolff'schen Gang vor. Es ist dies aber noch nicht überall der Fall, vielmehr bleibt der Wolff-sche Gang in der hinteren Rumpfhälfte noch unbedeckt. Es ist von Interesse zu sehen, dass Anfangs die ventrale Urwirbelgrenze sich mehr und mehr nach aufwärts verschiebt, dann eine Zeit lang stationär bleibt und schließlich (wenigstens was die Hautmuskelplatte betrifft) wieder nach abwärts rückt.

Was die Seitenplatten betrifft, so zeigt an dem abgebildeten Schnitte die Somatopleura die meisten Veränderungen. Lateralwärts vom Urnierenkanälchen zeigt sie zunächst wieder eine Strecke weit den Bau eines einschichtigen, ziemlich niedrigen Cylinderepithels; dann folgt die schon früher erwähnte Proliferationszone, an welcher nur mehr die die Leibeshöhle begrenzenden Zellen epithelialen Charakter zeigen, die übrigen aber zu Bindegewebszellen geworden sind. Der Wulst (Fig. 9 *ew*), den diese Zellen bilden, ist nach vorn bis in die Höhe des Ösophagus, nach hinten bis in die Gegend der hinteren Darmpforte zu verfolgen, nimmt aber nach beiden Richtungen an Höhe und Breite ab. Über ihm ist das Ektoderm zweischichtig geworden und besteht aus einer tiefen Lage kubischer und einer oberflächlichen platter Zellen; diese Verdickung des Ektoderms ist ungefähr in derselben Ausdehnung zu verfolgen wie der Mesodermwulst, und nimmt wie dieser nach vorn und hinten an Mächtigkeit ab; am ansehnlichsten ist sie in der Höhe des Pankreas. Wie die weitere Entwicklung lehrt, stellen Mesodermwulst und Ektodermverdickung die erste Anlage der Brustflosse dar. Von einer Bauchflosse ist in diesem Stadium noch keine Spur zu sehen.

Von der visceralen Seitenplatte ist wenig Neues zu berichten. Die Spiralklappe (*spf*) tritt an der rechten Seite des Pankreas jetzt etwas schärfer hervor als früher und stellt keine einfache Längs-

falte mehr dar, sondern zeigt bereits eine spiralige Windung. Unmittelbar hinter dem Pankreas liegt sie rein dorsal, tritt dann an die linke Seite des hier ventralwärts noch offenen Darmes, bleibt in dieser Lage auch noch eine Strecke hinter der hinteren Darmpforte, wendet sich darauf allmählich an die ventrale Seite und schiebt sich schließlich sogar noch etwas an der rechten Seite des Darmrohres empor. Sie beschreibt also bei Embryonen von ungefähr 74 Urwirbeln eine volle Spiraltour. Ihre weitere Ausbildung macht sehr rasche Fortschritte; schon bei einem Embryo mit 83, und eben so bei einem solchen mit 87 Urwirbeln macht die Falte $2^1/_2$ Umgänge. Es scheint, dass dabei das Entodermrohr des Darmes selbst um seine Längsachse gedreht wird, dass also die Umbildung der Längsfalte in die Spiralklappe nicht lediglich darauf beruht, dass der Bindegewebsstrang, welcher der Falte zu Grunde liegt, sich allmählich um das Entodermrohr herumwindet. Das Entoderm ist an der Falte höher als anderwärts; überall ist es reichlich von Dotterkörnchen durchsetzt.

Die nächste Figur (Fig. 10 Taf. IV) zeigt uns einen Theil eines Querschnittes durch einen Embryo mit 83 Urwirbeln. Der Schnitt führt wieder durch die Pankreasanlage (*pa*), trifft aber den Ausführungsgang nicht in seinem Lumen, sondern in seiner vorderen Wand. Er zeigt zunächst wieder an der medialen Seite der Hautmuskelplatte den Querschnitt eines sympathischen Ganglions (*sy.g*), ferner den Wolff'schen Gang und über demselben und an seiner medialen Seite ein Urnierenkanälchen, das aber hier nicht voll getroffen ist. Die Proliferationszone der Somatopleura (*ew*) hat an Mächtigkeit und Ausdehnung sehr beträchtlich gewonnen und geht nach der Seite in eine Spitze aus, die in eine Falte des Ektoderms (*ef*) hineinragt. Diese Ektodermfalte zeigt sehr charakteristische Verhältnisse; sie besteht aus einer tiefen Lage hoher Cylinderzellen und einer oberflächlichen von mehr kubischen oder kurzprismatischen Elementen. Von der Höhe dieser Falte nehmen die Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts rasch an Größe ab. Die Falte beginnt hinter dem Ösophagus, in der Gegend der Leber, nimmt ziemlich rasch an Höhe zu, zeigt ihre mächtigste Entwicklung an den Schnitten, welche das Pankreas treffen, wird dann langsam wieder niedriger, um in einiger Entfernung hinter der hinteren Darmpforte flach auszulaufen.

Der Extremitätenstummel besteht also jetzt aus zwei Theilen: aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermfalte; der Mesoderm-

wulst entstand, wie wir gesehen haben, viel früher als die Ektodermfalte, denn wir konnten die erste Andeutung desselben schon an Embryonen mit 50—51 Urwirbeln nachweisen.

Bei Embryonen mit 83 Urwirbeln, oder vielleicht schon bei etwas jüngeren, indessen gewiss noch nicht bei solchen mit 76 Urwirbeln, beginnen die Hautmuskelplatten der Urwirbel in den Mesodermwulst des Extremitätenstummels vorzuwachsen. Dabei schieben sich einige Zellen des Wulstes an der lateralen Seite der Hautmuskelplatte vor, so dass diese an ihrem ventralen Ende vom Ektoderm abgedrängt wird. Dieses Abwärtswachsen der Hautmuskelplatten ist indessen nicht bloß im Bereiche des Extremitätenstummels, sondern auch am übrigen Rumpfe leicht zu konstatiren. Es leitet sich damit ein Process ein, welcher für das Verständnis des Schichtenbaues des Wirbelthierkörpers von der allergrößten Bedeutung ist.

Das Bindegewebe des Mesodermwulstes ist um so lockerer, je näher der Leibeshöhle es gelegen ist, um so dichter, je näher der Leiste, die in die Ektodermfalte vorspringt.

Verfolgt man die Serie, der der Schnitt der Fig. 10 entnommen ist, weiter nach hinten, so sieht man, wie schon erwähnt, den Extremitätenstummel allmählich niedriger werden und schließlich ganz verschwinden; zuerst verflacht sich die Ektodermfalte und erst weiter hinten schwindet auch der Mesodermwulst. Es folgt dann eine Strecke, die von beiden nichts erkennen lässt. Einen Theil eines Schnittes aus dieser Gegend habe ich in Fig. 11 Taf. IV abgebildet. Erst weiter hinten tritt wieder ein Mesodermwulst und fast gleichzeitig auch eine Ektodermverdickung auf; eine Ektodermfalte ist aber zu dieser Zeit hier noch nicht vorhanden. Mesodermwulst und Ektodermverdickung kennzeichnen die Stelle des hinteren Extremitätenstummels (Fig. 12 Taf. IV). Die Hautmuskelplatten der Urwirbel reichen hier noch nicht in den Mesodermwulst hinein. Wesentlich dieselben Bilder zeigt auch eine Serie durch einen Embryo mit 87 Urwirbeln. Der Mesodermwulst des hinteren Extremitätenstummels scheint etwas mehr ventralwärts zu liegen als der des vorderen; doch ist zu bedenken, dass der vordere über dem Dotterstiel, der hintere weit hinter demselben gelegen ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass eine kontinuirliche Extremitätenleiste bei Pristiurusembryonen von 83—87 Urwirbeln — den jüngsten, bei denen ich mit Sicherheit eine Andeutung eines hinteren Extremitätenstummels erkennen kann — nicht existirt. Die Anlagen der beiden Extremitäten sind hier von allem Anfang an von einander

getrennt und zwischen beiden ist weder ein Mesodermwulst, noch eine Ektodermfalte, noch auch eine Ektodermverdickung nachzuweisen. Diese Angaben beziehen sich indessen ausschließlich auf Pristiurus und lassen eine Verallgemeinerung nicht zu. Wie später noch ausführlich erörtert werden soll, besteht nämlich bei Torpedo in der That, wie BALFOUR zuerst gezeigt hat, während einer allerdings kurzen Zeit eine kontinuirliche Ektodermfalte, und es schließt sich also hier in einem bestimmten Stadium die Anlage der Bauchflosse unmittelbar an die der Brustflosse an.

Die nächstälteren Embryonen, die ich der Beschreibung zu Grunde lege, hatten 94—97 Urwirbel. Bei Embryonen dieses Alters sind alle sechs Kiemenfurchen durchgebrochen und es ist also damit die definitive Zahl von Kiemenspalten erreicht. An einem Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln konnte ich bei der Totalbetrachtung am sechsten Kiemenbogen noch kein Kiemenknötchen sehen; eben so wenig an einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 95 Urwirbeln; doch ist an dieser schon ein kleines Knötchen am Hinterrande des ersten Bogens, also die erste Anlage der Spritzlochkieme, zu sehen. Eben so kann man an dieser Serie mehrere Knötchen — oder vielleicht leistenförmige Erhebungen — am Vorderrande des 3., 4. und 5. Bogens sehen, welche den zum Theil zu kurzen Fäden ausgewachsenen Knötchen der vorhergehenden Bogen gegenüberstehen. An einer Sagittalschnittserie von einem Embryo mit 96—97 Urwirbeln ist gleichfalls die erste Anlage der Spritzlochkieme in Form eines Knötchens am Hinterrande des ersten Bogens, überdies aber auch eine sehr kleine Erhebung am Hinterrande des sechsten Bogens zu sehen. Das Linsenbläschen enthält zu dieser Zeit eine weite Höhle, die Zellen seiner medialen Wand beginnen zu Fasern auszuwachsen. Die Stelle, an welcher die Ablösung vom Ektoderm erfolgte, ist nicht mehr zu erkennen; das Ektoderm ist über dem Auge, wie überhaupt am ganzen Embryo, zweischichtig geworden. Die Ausbuchtungen des Gehörbläschens treten noch schärfer hervor als früher. Die Nasengrube bildet einen tiefen Sack. Der Ramus lateralis vagi erstreckt sich über das vordere Drittel des Rumpfes. Sein Längenwachsthum scheint indessen etwas zu variiren; ich habe mir darüber folgende Notizen gemacht: Embryo von ca. 94 Urwirbeln — der Ramus lateralis erstreckt sich über 13 Segmente; Embryo von ca. 95 Urwirbeln — der Ramus lateralis erstreckt sich über 19 Segmente; Embryo von 96—97 Urwirbeln — der Ramus lateralis erstreckt sich über 15 Segmente; Embryo von 100 Urwirbeln — der

Ramus lateralis erstreckt sich über 30 Segmente; endlich Embryo von 102 Urwirbeln — der Ramus lateralis erstreckt sich über 48 Segmente, reicht also schon ziemlich weit in die Schwanzregion hinein. Diese Differenzen mögen z. Th. in der Unsicherheit der Urwirbelzählungen ihren Grund haben; denn es ist schwerer, als man vielleicht meint, bei so weit entwickelten Embryonen die Urwirbel genau zu zählen. Man kann sich zwar die Arbeit wesentlich dadurch erleichtern, dass man über die gefärbten und in Nelkenöl aufgehellten Embryonen etwas Graphitstaub streut, — den man später leicht wieder entfernen kann, — aber man ist vor kleinen Irrungen doch nicht ganz geschützt. Andererseits scheint aber, wie gesagt, das Längenwachsthum des Ramus lateralis in der That kein ganz gleichmäßiges zu sein.

Von anderen Eigenthümlichkeiten dieses Stadiums hebe ich hervor, dass der Ösophagus, dessen Querschnitt früher kreisrund war, jetzt in dorsoventraler Richtung komprimirt ist; dass die Thyreoidea nur mehr durch ein paar Zellen mit dem Epithel des Bodens der Mundhöhle zusammenhängt; dass die Leber zahlreiche Schläuche getrieben hat, zwischen denen sich ein mächtiges Kapillarnetz ausbreitet, wobei aber auch jetzt noch der Stamm der linken Vena omphalomesenterica durch die ganze Leber zu verfolgen ist; und dass endlich das Pankreas stark in die Quere gezogen und sein Ausführungsgang erheblich in die Länge gestreckt und verengt ist.

Ich schließe hieran eine kurze Charakteristik eines etwas älteren Stadiums, um sodann wieder eine Beschreibung der Veränderungen des Mesoderms folgen zu lassen. Die nächst älteren Embryonen hatten mindestens 100 Urwirbel, jedoch war ich mit einer einzigen Ausnahme nicht mehr im Stande, dieselben mit Sicherheit zu zählen. Der Grund davon ist nicht bloß in der erwähnten Unsicherheit der Urwirbelzählungen überhaupt zu suchen, sondern auch darin, dass sich die Urwirbel etwas über einander schieben und die vorderen und hinteren Grenzlinien der Hautmuskelplatten im Zickzack abgebogen werden. Eine Zeit lang kann man sich noch an die Spinalganglien halten, aber auch diese sind nicht immer und überall deutlich genug zu sehen, um der Zählung die erforderliche Sicherheit zu geben.

Bis die volle Urwirbelzahl erreicht ist, vergeht jedenfalls noch eine geraume Weile, denn die Gesammtzahl der Wirbel des erwachsenen Pristiurus dürfte sich auf etwa 140 stellen. An dem Skelet eines 40,5 cm langen Exemplares zähle ich 39 Rumpf- und

98 Schwanzwirbel, also zusammen 137 Segmente; an einem Skelet eines 55 cm langen Exemplares zähle ich 38 Rumpf- und 100 Schwanzwirbel, also zusammen 138 Segmente; PAUL MAYER giebt in seiner verdienstvollen Arbeit über »die unpaaren Flossen der Selachier« die Zahl der Rumpfwirbel (»ganzen« Wirbel) auf 39, die der Schwanzwirbel (»halben« Wirbel) auf 103, die Gesammtzahl also auf 142 an. Dass diese Zahl Schwankungen unterliegt, kann also kaum zweifelhaft sein; die Variationen betreffen aber sicher in weit höherem Grade die Schwanz-, als die Rumpfwirbelsäule, deren Segmentzahl ziemlich konstant sein dürfte. Von einem Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln habe ich notirt, dass die Zahl der Rumpfurwirbel 39 betrug; demnach scheint sie schon bei so jungen Embryonen dieselbe zu sein, wie beim erwachsenen Thier. Der älteste Embryo, dessen Urwirbel ich gezählt habe, hatte 102 Segmente, und ich glaube kaum fehlzugehen, wenn ich annehme, dass auch er 39 Rumpfwirbel besessen habe; es mussten also 63 Schwanzwirbel vorhanden gewesen sein. Daraus geht aber hervor, dass die Ansicht, nach welcher je 2 Schwanzwirbel durch sekundäre Halbirung eines größeren Wirbels entstehen und nach welcher also die Selachierwirbel in »ganze« und »halbe« zu scheiden wären, den Thatsachen nicht entspricht; denn durch eine solche Halbirung müssten 126 Schwanzwirbel entstehen und das erwachsene Thier müsste mindestens 165 Segmente besitzen. Übrigens erscheint die Scheidung in »ganze« und »halbe« Wirbel auch nach der weiter unten mitgetheilten Entwicklung der Wirbelsäule unhaltbar.

Das in Rede stehende Stadium charakterisirt sich vielleicht am besten durch das Verhalten der Kopfhöhlen und der Kopfnerven. Die Kopfhöhlen beginnen sich nämlich jetzt zu verkleinern; dies gilt namentlich von der zweiten. Der Ramus ophth. superficialis major des Facialis, der bisher fast gerade nach vorn zog, beschreibt jetzt einen großen Bogen um das Auge und endigt lateralwärts von der Epiphysis in der Epidermis. Rami praetrematici sind noch an keinem Kiemenbogennerv, also auch nicht am R. hyoideus des Facialis entwickelt. Bei Embryonen dieses Stadiums finden sich am Hinterrande des Mandibularbogens regelmäßig ein bis drei kleine Knötchen; eben so trägt der Hinterrand des sechstens Bogens stets ein kleines Knötchen; am Vorderrande dieses Bogens finden sich zwei oder drei Knötchen oder Leisten.

Die Veränderungen des Mesoderms während der beiden zuletzt geschilderten Stadien bestehen zwar zunächst in einer Weiterführung

der bisher beschriebenen Processe und dabei wieder vor Allem in einer weiteren Ausbildung der Bindesubstanzen, immerhin kommen aber auch einige Neuerungen in Betracht. Es wurde früher bemerkt, dass bei Pristiurus-Embryonen mit 83 und auch noch bei solchen mit 87 Urwirbeln die Somatopleura zwischen den Anlagen der vorderen und hinteren Extremität eine Strecke weit noch den Charakter eines einschichtigen Epithels besitzt, dass also zu dieser Zeit ein einheitlicher, die Anlagen beider Extremitäten verbindender Mesodermwulst nicht existirt. Dies hat sich aber schon bei Embryonen mit ungefähr 94 Urwirbeln geändert; die Somatopleura hat auch in der erwähnten Strecke zu proliferiren begonnen, und wenn auch der Mesodermwulst hier viel niedriger ist, als in den Extremitätenstummeln, so ist er doch unzweifelhaft vorhanden. Eigenthümlich ist dabei, dass noch durch lange Zeit fast im ganzen Mesodermwulst kein Blutgefäß zu sehen ist; eine Ausnahme hiervon macht nur der jetzt schon recht ansehnliche vordere Extremitätenstummel, der an seiner Wurzel schon Blutgefäße und Nerven erkennen lässt. Das Ectoderm hat sich jetzt auch über dem Mesodermwulst des hinteren Stummels zu einer kurzen, aber dicken Falte erhoben. Die Hautmuskelplatten sind vorn schon tief in den Mesodermwulst hineingewachsen, während sie hinten nur eben bis zur oberen Grenze desselben herabreichen. Damit steht im Zusammenhang, dass die Urnierengänge jetzt überall lateralwärts von den Hautmuskelplatten der Urwirbel bedeckt werden.

Die Membrana reuniens dorsalis, die, wie wir gesehen haben, aus der dorsalen Verschmelzung der beiderseitigen Sklerotome entstanden ist, hat von der Zeit ihrer ersten Entstehung an stetig an Dicke zugenommen und ist namentlich in der hinteren Körperhälfte, unterhalb des dorsalen Flossensaumes, von ansehnlicher Mächtigkeit.

Embryonen des zweiten der zuletzt charakterisirten Stadien zeigen zunächst nur eine geringe Weiterbildung der soeben beschriebenen Verhältnisse. Jedoch giebt sich jetzt deutlicher als im vorhergehenden Stadium der Beginn eines für das Verständnis der Genese der Bindesubstanzen wichtigen Vorganges zu erkennen. Schon im vorhergehenden Stadium kann man im vorderen Drittel des Rumpfes eine Verdickung der äußeren Lamelle der Hautmuskelplatte wahrnehmen; doch ist dieselbe noch so wenig ausgesprochen, dass man sie, wenn man nicht durch die Beobachtung späterer Stadien darauf aufmerksam geworden ist, leicht übersehen kann; ich bin daher auch nicht auf eine Beschreibung dieser Erscheinung eingegangen. Deutlicher kommt

sie jetzt zum Vorschein. An den Schnitten, welche durch das vordere Drittel des Rumpfes gelegt sind, sieht man nämlich, dass die äußere Lamelle der Hautmuskelplatte nicht mehr, wie in früheren Stadien, eine einfache Schicht von Cylinderzellen bildet, sondern dass sie etwa in halber Höhe des Embryo mehrschichtig geworden ist; vielleicht ist dieser Ausdruck nicht ganz zutreffend; vielleicht wäre es richtiger, zu sagen, dass die Zellkerne dieser Lamelle nicht mehr, wie bisher, in einfacher Reihe neben einander stehen. Mehrschichtig kann man die Lamelle wohl desshalb nicht nennen, weil sie, sowie sie anfängt dicker zu werden, auch sofort ihren epithelialen Charakter verliert. Wie gesagt, tritt diese Verdickung zuerst an einer ganz bestimmten Stelle der Hautmuskelplatte auf; dorsal und ventral davon ist der epitheliale Charakter der äußeren Lamelle noch eben so gewahrt, wie früher. Mit dieser Verdickung der äußeren Lamelle leitet sich die Bildung neuer Bindegewebsmassen ein, die an dem Aufbau der Cutis und des subcutanen Bindegewebes einen hervorragenden Antheil nehmen; man darf daher die äußere Lamelle der Hautmuskelplatte wohl als Cutislamelle des Urwirbels bezeichnen. Das d e r m a l e Bindegewebe, wie wir die aus ihr hervorgehende Bindesubstanz nennen wollen, unterscheidet sich nun zwar in Beziehung auf den Ort seines Entstehens, nicht aber in seinen histologischen Eigenschaften von den anderen Arten embryonalen Bindegewebes. Höchstens in so fern könnte man einen Unterschied gegenüber dem visceralen Bindegewebe konstatiren, als es, wenigstens Anfangs, merklich dichter gewebt ist als dieses; aber auch das gilt nicht so ganz ohne Einschränkung. Das die Extremitätenstummel erfüllende viscerale Bindegewebe ist eben so dicht und seine Zellen liegen eben so knapp an einander, wie beim dermalen Bindegewebe.

An dem abgebildeten Schnitte (Fig. 1 Taf. V) ist leicht zu sehen, wie weit die Hautmuskelplatten ventralwärts gewachsen sind; sie stellen lange, schmale Bänder dar, deren Breite der Länge der Urwirbel entspricht. Ähnliche Veränderungen wie die Cutislamelle zeigt auch die Muskellamelle; auch sie hat ihren ursprünglichen Epithelcharakter verloren, die typische Lagerung der Kerne ist verschwunden und in der Höhe der Chorda ist sie zu einer Platte von erheblicher Dicke geworden; von hier nimmt sie sowohl gegen den Rücken, als gegen den Bauch an Dicke allmählich ab und wird schließlich wieder zu einem einschichtigen Epithel, in welchem auch bald die Fibrillen verschwinden. Es ist von Interesse, dass die Muskellamelle den höchsten Grad der Ausbildung dort zeigt, wo die

ersten Muskelfibrillen aufgetreten sind; zugleich aber auch dort, wo auch später und noch beim erwachsenen Thier die Seitenrumpfmuskelmasse die mächtigste Entfaltung zeigt. An der dicksten Stelle der Muskelplatte zeigen sich mehrfache Einkerbungen, welche eine Gliederung in einzelne Stücke einzuleiten scheinen.

Die wenigsten Veränderungen zeigt das Sklerotom; nur in unmittelbarer Umgebung der Chorda ist es etwas dichter und seine Zellen sind etwas flacher als früher. Die Chorda selbst hat ihr Aussehen zunächst in so fern etwas geändert, als sie an der Oberfläche eine dünne, stark lichtbrechende Tunica propria zur Ausbildung gebracht hat, sodann auch in so fern, als ihre ziemlich zahlreichen Kerne weitaus zum größten Theil nach der Oberfläche gerückt sind. Dadurch gewinnt es fast den Anschein, als hätten sich diese Zellen zu einem, der Innenfläche der Tunica propria anliegenden Epithel geordnet; und in der That ist auch wiederholt von einem solchen Chordaepithel gesprochen worden. Am lockersten ist das Sklerotom über den hinteren Kardinalvenen, also dort, wo auch schon in früheren Stadien das Gewebe am lockersten war.

Viel schöner und klarer als an Pristiurusembryonen sind die Umbildungen der Cutislamelle an den Embryonen von Torpedo ocellata und marmorata zu verfolgen, und hätte ich nicht von daher schon Kenntnis des Processes gehabt, so würde ich ihn vielleicht bei Pristiurus übersehen haben. Ich habe es daher für angezeigt gehalten, auch einige Querschnittsbilder von Torpedo ocellata mitzutheilen. Fig. 2 Taf. V zeigt uns die Hälfte eines Querschnittes durch einen solchen Embryo, der in Beziehung auf die Gesammthöhe seiner Entwicklung zwar im Allgemeinen dem zuletzt geschilderten Pristiurusembryo entsprach, aber doch von ihm mehrfache interessante Unterschiede aufwies. Einen Ramus lateralis konnte ich an diesem Embryo noch nicht nachweisen, eben so wenig eine Andeutung einer Spritzlochkieme, obwohl schon alle sechs Kiemenfurchen durchgebrochen waren und der letzte Bogen schon ein Kiemenknötchen trug; auch hatte die Leber weniger Schläuche als bei Pristiurus; andererseits aber war das Sklerotom und vielleicht das gesammte Bindegewebe besser ausgebildet, und namentlich fiel es auf, dass die Brustflosse viel größer war als bei Pristiurusembryonen korrespondirenden Alters. Der abgebildete Schnitt trifft die schlitzförmige Ausmündungsstelle des Ductus pancreaticus (*dp*) und rechts davon den Anfang der Spiralklappe (*spf*); er zeigt ferner den Schiefschnitt der Dotterarterie (*av*) und das mächtige Lumen der vereinigten Dotter-

und Subintestinalvene (*vv*); er zeigt endlich in Beziehung auf das Mesoderm das Sklerotom wohl entwickelt, in der Höhe der Chorda am dichtesten, über der Kardinalvene neben der Aorta am lockersten gewebt; die Membrana reuniens dorsalis dicker als bei Pristiurus. Mit Rücksicht auf die Seitenplatten ist namentlich das Verhalten des Leibeshöhlenepithels hervorzuheben, das am Mesenterium am dicksten ist und in der dorsalen Cölomwand unterhalb der Kardinalvenen einzelne größere Zellen mit runden Kernen enthält, die indessen nicht mit Urkeimzellen verwechselt werden dürfen. Im Brustflossenstummel ist das viscerale Bindegewebe zu einer mächtigen Masse herangewachsen, die, wie bei Pristiurus, gegen den freien Rand der Extremität am dichtesten gewebt ist. In diese Zellmasse ragt von oben die Hautmuskelplatte hinein, die an dem abgebildeten Schnitte mit einer knopfförmigen Verdickung, einer Muskelknospe (*mk*), endigt. Die Hautmuskelplatte selbst zeigt an ihrem dorsalen Ende die bekannten zwei in einander umbiegenden Lamellen, beide vom Charakter einschichtiger Epithelien. Dieses dorsale Ende habe ich von einem benachbarten Schnitte durch denselben Embryo, in Fig. 3, bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet. Man sieht hier sehr deutlich, wie die Cutislamelle allmählich ihren Charakter ändert und das Epithel aufgelöst wird. Am unteren Ende des abgebildeten Schnittes (bei *cu'*) ist die Cutislamelle drei Zellen dick, am oberen Ende, wo sie noch ihren epithelialen Charakter besitzt, besteht sie nur aus einer einzigen Lage von Cylinderzellen (*cu*); dort sind die Zellkerne klein und rundlich, hier groß und oval, mit ihrer Längsachse senkrecht gegen die Oberfläche gestellt.

Die Auflösung der Cutislamelle schreitet von dem Orte, wo sie begonnen hat, dorsal- und ventralwärts allmählich weiter, und zwar scheint auch in dieser Beziehung der Process bei Torpedo rascher abzulaufen als bei Pristiurus. Fig. 4 Taf. V zeigt uns das dorsale Ende der Hautmuskelplatte eines Torpedoembryo, dessen Körperform schon den Habitus des erwachsenen Thieres erkennen ließ. Vergleichen wir diese Figur mit der vorhergehenden, so fällt uns zunächst auf, dass die Hautmuskelplatte durch eine drei bis vier Zellen dicke Schicht embryonalen Bindegewebes vom Ektoderm abgedrängt ist. Dieses Bindegewebe geht nach unten kontinuirlich in das Bindegewebe über, das durch die Auflösung der Cutislamelle entstanden ist und verdankt sicherlich zum Theil dieser Lamelle die Entstehung; andererseits geht es nach oben kontinuirlich in das Gewebe der Membrana reuniens dorsalis über, das dem Sklerotom seinen Ursprung

verdankt, und wir sehen also, dass am dorsalen Ende der Hautmuskelplatte zwei, in Beziehung auf den Ort und die Art ihrer Entstehung verschiedene Bindegewebsmassen ganz unmerklich und ohne Grenze in einander übergehen. Ein Vergleich der Fig. 3 und 4 lehrt auch, dass die Auflösung der Cutislamelle schon erheblich weiter gegen die dorsale Kante der Platte vorgeschritten ist; es kommt dabei noch in Betracht, dass die Fig. 4 bei schwächerer Vergrößerung gezeichnet ist als die Fig. 3. Wann die Auflösung die Umschlagskante erreicht, kann ich nicht angeben; bei den ältesten von mir bisher untersuchten Torpedoembryonen, welche eine Länge von 24, eine größte Breite von 8,8 mm (nach Platinchloridhärtung) hatten, war die Cutislamelle schon vollständig aufgelöst und von einer dorsalen Kante nichts mehr zu sehen; die nächstjüngeren zeigten das in Fig. 4 abgebildete Verhalten.

Ich kehre nun wieder zu Pristiurus zurück, verzichte aber darauf, eine Charakteristik älterer Stadien zu geben; jedoch will ich erwähnen, dass die ältesten bisher besprochenen Embryonen eine Länge von etwa 15 mm (nach Pikrinsäure-Sublimathärtung) hatten und dass ich bis zu Embryonen von 33—34 mm Länge eine kontinuirliche Serie von Stadien untersucht habe. Überdies habe ich drei Embryonen von Scyllium canicula von einer Länge von 41 bez. 53 und 61 mm Körperlänge (Sublimathärtung) untersucht und darf mir daher wohl auch ein Urtheil über die späteren Umbildungen der Hautmuskelplatten und des Mesoderms überhaupt erlauben.

Wie erwähnt, schieben sich die Hautmuskelplatten der Urwirbel allmählich in der seitlichen Leibeswand ventralwärts vor. Sie treiben, bald nachdem sie in den Mesodermwulst der Extremitätenanlagen hineingewachsen sind, die von Balfour entdeckten, von Dohrn genauer untersuchten Muskelknospen. Diese lösen sich später von den ventralen Enden der Platten ab und erfahren dann weitere Umbildungen, die für den Aufbau der Flossen von großer Wichtigkeit sind. In ähnlicher Weise wie in den Extremitätenanlagen, treiben die Hautmuskelplatten auch in der zwischen diesen gelegenen Strecke Knospen, die indessen bald nach ihrer Ablösung der Degeneration anheimfallen. Auf alle diese Processe soll später noch genau eingegangen werden. Hier will ich nur die Art, wie sich die Platten der ventralen Mittellinie nähern, beschreiben und dabei auf die Detailverhältnisse, die durch die Bildung der Muskelknospen bedingt sind, keine Rücksicht nehmen; auch soll zunächst nur die zwischen Brust- und Bauchflosse gelegene Strecke in Betracht kommen.

Fig. 5 stellt einen Theil eines Querschnittes durch einen Pristiurusembryo von 22—23 mm Körperlänge dar; der Schnitt ist ungefähr gleich weit von Brust- und Bauchflosse durch den Embryo gelegt; er ist bei derselben Vergrößerung wie der Schnitt der Fig. 1 gezeichnet. *vm* giebt die ventrale Mittellinie an und man sieht, wie weit sich die Hautmuskelplatten in der seitlichen Bauchwand vorgeschoben haben. An ihrem unteren Ende bieten die Platten einen mehr indifferenten Charakter, gerade so wie nach dem früher Gesagten auch am oberen Ende: sie bestehen aus zwei einschichtigen Epithellamellen ohne jegliche Spur einer Differenzirung. Erst in einiger Entfernung von dem unteren Ende treten in den Zellen der inneren Lamelle Muskelfibrillen auf, und noch etwas höher oben (auf der Figur nicht mehr gezeichnet) löst sich die äußere Lamelle in Bindegewebe auf. An guten, mit Platinchlorid-Pikrinsäure konservirten Präparaten von Embryonen dieses Stadiums kann man deutlich sehen, dass die Fibrillenbildung ausschließlich auf die innere Lamelle beschränkt ist; von älteren Embryonen besitze ich nur solche, die mit Pikrinsäure-Sublimat konservirt waren, einen einzigen ausgenommen, der aber in der Entwicklung schon so weit vorgeschritten war, dass er für die vorliegende Frage nicht mehr in Betracht kommen kann. Wenn nun auch die in Pikrinsäure-Sublimat konservirten Embryonen in Beziehung auf das Schicksal der lateralen Lamelle der Hautmuskelplatte keinen so sicheren Schluss zuzulassen scheinen, wie die in Platinchlorid-Pikrinsäure konservirten, so möchte ich doch betonen, dass ich an meinen Präparaten nichts gesehen habe, was sich zu Gunsten der Vermuthung Balfour's oder der Angaben Ziegler's und van Wijhe's deuten ließe, nach denen auch die laterale Lamelle an der Bildung der Seitenrumpfmuskulatur betheiligt sein soll. In Anbetracht der Wichtigkeit des Gegenstandes ist es sehr zu bedauern, dass weder Ziegler noch van Wijhe Abbildungen mitgetheilt haben, welche die Richtigkeit ihrer Angaben zu beweisen im Stande wären.

Beide Forscher haben ihre Untersuchungen an Embryonen angestellt, die in koncentrirter wässeriger Sublimatlösung konservirt waren; diese macht aber, wie ich mich selbst wiederholt überzeugt habe, die Embryonen sehr viel mehr schrumpfen, als die von mir gewöhnlich verwendeten Konservirungsflüssigkeiten. Wenn ich nun schon meinen eigenen Präparaten in der vorliegenden Frage nicht die nöthige Beweiskraft zuerkenne, so kann ich dies um so weniger

mit Präparaten, die nach viel weniger schonenden Methoden hergestellt waren.

So unwahrscheinlich mir also auch nach dem Gesagten die Betheiligung der Cutislamelle an dem Aufbau der Seitenrumpfmuskulatur erscheint, so kann ich doch das Gegentheil nicht streng beweisen. Sollte sich in der That eine solche Betheiligung mit geeigneten Methoden nachweisen lassen, so könnte sie jedenfalls nur eine ganz geringfügige sein. Nicht unerwähnt möchte ich aber lassen, dass meine Präparate von Torpedoembryonen mit aller Entschiedenheit gegen die Annahme Ziegler's und van Wijhe's zu sprechen scheinen.

Die Hautmuskelplatten wachsen, wie man aus Fig. 5 ersieht, in der Weise in das viscerale Bindegewebe der seitlichen Bauchwand hinein, dass sie ungefähr gleich weit vom Ektoderm, wie vom Epithel der Leibeshöhle entfernt bleiben. Daraus scheint mir aber auch hervorzugehen, dass die Cutis an der Bauchseite größtentheils dem Bindegewebe der parietalen Seitenplatten entstammt. Zuweilen weichen die beiden Blätter der Hautmuskelplatten an der ventralen Umschlagsstelle etwas aus einander und umschließen hier einen kleinen Hohlraum.

Die Figuren 6 und 7 zeigen uns weitere Stadien des Herabrückens der Hautmuskelplatten. Fig. 6 ist einer Serie durch einen Embryo von 27 mm Länge, Fig. 7 einer solchen durch einen 31 mm langen Embryo entnommen; beide Schnitte sind ungefähr in der Mitte zwischen Brust- und Bauchflosse durch die Embryonen gelegt. Die Abstände der beiderseitigen Platten sind in den verschiedenen Körperregionen verschieden; an dem erwähnten Embryo von 27 mm Länge war der Abstand am distalen Abschnitte der Kiemenregion vor dem Dotterstiel geringer, als in der Höhe des Dotterstieles selbst und der Brustflosse; hinter der Brustflosse wurde der Abstand wieder erheblich geringer, vergrößerte sich dann etwas in der Mitte zwischen Brust- und Bauchflosse, nahm darauf vor der Bauchflosse wieder etwas ab, um nun bis in die Höhe der Kloake sehr bedeutend zuzunehmen; von hier an verringerte er sich sehr rasch wieder und zeigte am Schwanz die geringste Länge. Ganz Ähnliches hat sich auch aus Messungen an einem etwas älteren Embryo ergeben, nur waren hier die Abstände durchwegs kleiner. Im Ganzen dürfen wir sagen, dass der Abstand der ventralen Ränder der Hautmuskelplatten in der Höhe des Dotterstieles und der Kloake am größten ist.

Die Fibrillenbildung schreitet in der medialen Lamelle rasch vorwärts; sie reicht in Fig. 6 weiter gegen den Umschlagsrand, als

in Fig. 5, und in Fig. 7 hat sie den Umschlagsrand fast erreicht. Der Embryo, dem die letztere Figur entnommen ist, war einer der ältesten, der überhaupt noch am Rande die zwei Lamellen der Hautmuskelplatte zeigte. An einem nur um ein Geringes älteren Embryo, einem solchen von 33—34 mm Länge, war weder vom Umschlagsrand, noch von der äußeren Lamelle etwas mehr zu sehen; die innere Lamelle war vollständig in die Bildung der Muskulatur aufgegangen. So sehr sich aber auch die Ränder der beiderseitigen Platten einander nähern, so kommt es doch zu keiner Verschmelzung; sie bleiben stets durch eine, in späteren Stadien allerdings sehr schmale Bindegewebsplatte von einander getrennt. Unterhalb dieser Platte, also genau in der Medianlinie der vorderen Bauchwand, verläuft eine Vene, die schon in dem Stadium, welchem die Fig. 7 entnommen ist, deutlich erkennbar ist.

Die dorsalen Ränder der Hautmuskelplatten wachsen gleichfalls auf einander zu, jedoch, wie mir scheint, weniger rasch, als die ventralen (vgl. Fig. 8 von einem 25,3 mm langen Embryo). Auch sie kommen nicht zur Verschmelzung, sondern bleiben durch ein Bindegewebsseptum, das mit den dorsalen Bogen, den Intercalarstücken und oberen Schlussstücken zusammenhängt, von einander getrennt. Auf die sogenannten dorsalen Muskelknospen gehe ich hier nicht näher ein.

Es wurde schon früher erwähnt, dass, sobald einmal die Muskelplatten eine gewisse Dicke erreicht haben, sich an ihren Flächen Einkerbungen bemerkbar machen, in welche, wie es scheint, alsbald Bindegewebe vordringt, so dass nun der einheitliche Charakter des Gewebes aufgehoben wird. Von viel größerem morphologischen Interesse als dieses Durchwachsenwerden des Muskels von Seiten des Bindegewebes ist die Scheidung der bisher einfachen Muskulatur in eine epiaxonische und hypaxonische. Diese Scheidung vollzieht sich etwa bei Embryonen von 25 mm Länge; die ersten Anfänge derselben lassen sich indessen in viel frühere Stadien zurückverfolgen. Die Scheidung beginnt damit, dass die bis dahin einfache Muskelplatte von der lateralen Seite her eingeknickt wird. Diese Einknickung geht Hand in Hand mit dem Tieferrücken des Seitenastes des Vagus und man bekommt unwillkürlich den Eindruck, als wäre dieses Tieferrücken ein bedingendes Moment für die Scheidung der Muskulatur; doch ist dieser Eindruck, wie die vergleichende Anatomie lehrt, sicherlich ein trügerischer. Denn bei vielen Knochenfischen und Amphibien liegt der Ramus lateralis vagi ganz oberflächlich

unter der Haut, und doch findet sich hier dieselbe Scheidung zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur, wie bei den Selachiern.

Da weiter unten noch von den wichtigen topographischen Beziehungen des Ramus lateralis zu dem horizontalen, die epiaxonische und hypaxonische Muskulatur scheidenden Muskelseptum die Rede sein wird, muss ich hier in Kürze auf das erwähnte Tieferrücken des genannten Nervs eingehen. Wie bereits bemerkt, steht dieser Nerv Anfangs so innig mit der Epidermis in Verbindung, dass man sich versucht fühlt, ihn, wie dies in der That von mehreren Autoren geschehen ist, aus der Epidermis entstehen zu lassen. Allmählich löst er sich aber von der Epidermis los, bleibt jedoch noch dicht unter ihr liegen; er ist jetzt in eine Grube oder Rinne des unterliegenden Bindegewebes eingesenkt. Bald darauf wächst das Bindegewebe über dem Nerv zusammen und hüllt ihn vollständig ein. Hand in Hand damit wird die Muskellamelle des Urwirbels von außen her eingeknickt und in dem Knickungswinkel liegt, ringsum von Bindegewebe umschlossen, der Nerv. Bei Embryonen von 19—20 mm Länge ist der Nerv in der Höhe der Brustflosse schon völlig von Bindegewebe eingehüllt, in der Höhe der Bauchflosse aber noch dicht unter der Epidermis gelagert, doch weniger innig mit dieser als mit dem darunter liegenden Bindegewebe in Zusammenhang. Bei Embryonen von 22,5 mm Länge ist die Bindegewebslage, welche ihn in der Höhe der Brustflosse vom Ektoderm trennt, vier bis fünf Zellen dick, wird nach hinten allmählich dünner und ist in der Höhe der Kloake nur zwei bis drei, und darüber hinaus nur ein bis zwei Zellen dick. Die Einknickung der Muskelplatte ist in diesem Stadium vorn erheblich tiefer als hinten. Bei Embryonen von 25,3 mm Länge ist die Scheidung in dorsale und ventrale Muskulatur im ganzen Bereiche des Rumpfes vollzogen; der Ramus lateralis verläuft zwischen den beiden Muskelgruppen und liegt dabei der Chorda viel näher als der äußeren Körperoberfläche[1]. Die Muskulatur nimmt, während sich die Scheidung vollzieht, an Mächtigkeit immer mehr zu.

[1] Bei Embryonen von Scyllium canicula von 41 und 53 mm Länge liegt der R. lat. ungefähr in der Mitte zwischen Haut und Wirbelsäule, oder selbst jener näher, als dieser.

Es erübrigt jetzt noch, einige Worte über die weiteren Schicksale des Sklerotoms und die erste Entwicklung der Wirbelsäule und der Rippen zu sagen. Die ausführlichsten Untersuchungen, die wir darüber aus neuerer Zeit besitzen, stammen von GOETTE und sind an einem reichhaltigen Material von älteren Embryonen ausgeführt worden; von jüngeren Embryonen standen ihm aber nur wenige zu Gebote, und daraus mögen sich die Differenzen erklären, die zwischen seinen und meinen Befunden bestehen. Einige wichtige Angaben über die erste Entwicklung der Wirbelsäule und der Rippen finden sich auch in BALFOUR's Monographie und meine Befunde stimmen mit diesen, so weit sie sich auf die Wirbelsäule beziehen, der Hauptsache nach überein. Mein Material war, was frühe Stadien betrifft, sehr viel reichhaltiger als dasjenige GOETTE's und dürfte auch hinter dem BALFOUR's nicht zurückstehen; von älteren Embryonen habe ich aber, wie erwähnt, nur drei Scyllien untersucht.

In dem Stadium, in welchem wir das Sklerotom verlassen haben, war das Gewebe desselben in der Umgebung der Chorda etwas dichter als anderwärts; am lockersten war es über den Cardinalvenen. Nach einiger Zeit ändert sich das Querschnittsbild zunächst dadurch, dass das Gewebe, welches die Chorda umgiebt, an vier Stellen eine größere Dichtigkeit annimmt; zwei von diesen Stellen sind dorsal, zwei ventral gelegen (man vgl. die Fig. 10 Taf. V, welche aber einem späteren Stadium entspricht). Die dorsalen Zellmassen haben einen ungefähr dreieckigen, die ventralen einen sichelförmigen Querschnitt; jene sind mächtiger als diese. Fig. 9 zeigt uns die linke dorsale Zellmasse des in Rede stehenden Stadiums bei stärkerer Vergrößerung; der Embryo, dem der Schnitt entnommen ist, hatte eine Länge von 19 mm. Unmittelbar auf der äußeren Oberfläche der jetzt erheblich dickeren Tunica propria chordae (Elastica interna KÖLLIKER, Limitans interna GEGENBAUR) liegt eine einfache Schicht von Zellen, deren Kerne sich in der Regel etwas stärker färben als die Kerne der übrigen Zellen des Sklerotoms. Diese Zellen sind am flachsten an denjenigen Stellen der Peripherie der Chorda, welche zwischen den erwähnten Zellanhäufungen liegen; sie sind also rechts und links, dann unter dem Medullarrohr und über der Aorta flacher, als unter den dorsolateralen und ventrolateralen Zellmassen. Von diesen sind sie durchaus nicht scharf geschieden, und nur die etwas intensivere Färbung lässt gewöhnlich diese Schicht als etwas Besonderes erkennen. Fertigt man Horizontal- oder Sagittalschnitte durch Embryonen dieses oder selbst

noch eines etwas älteren Stadiums an, so kann man sich leicht überzeugen, dass sowohl die dorsalen, auf dem Querschnitte dreieckigen, als die ventralen, auf dem Querschnitte sichelförmigen Zellmassen langgezogene, kontinuirliche Stränge oder Leisten bilden, denen keine Segmentirung zukommt. Dorsale und ventrale Leisten verhalten sich dabei etwas verschieden. Fig. 12 Taf. V zeigt uns einen Horizontalschnitt durch einen Embryo von 21,6 mm Länge. Rechts sieht man die Chorda (*ch*), die im dorsalen Theile getroffen ist, mit ihrer Tunica propria (Elastica interna KÖLLIKER); darauf folgt die erwähnte dorsale Leiste (*dl*), sodann die Reihe der ventralen Spinalnervenwurzeln (*vw*), der Spinalganglien (*sg*) und der Intervertebralarterien (*ia*), weiter nach außen ein im Allgemeinen ziemlich lockeres Bindegewebe und endlich die Muskelsegmente (*m*), zwischen welche das Bindegewebe eine Strecke weit vordringt. Die Muskelsegmente sind in der Zeichnung nicht mehr ausgeführt. Der dorsale, der Chorda anliegende Zellstrang nun lässt an dem Schnitte schmalere und breitere Stellen erkennen; am schmalsten ist er im Bereiche der Ganglien und der ventralen Wurzeln, am breitesten hinter den Ganglien und hier geht er ohne scharfe Grenze in das lockere Bindegewebe nach außen über. Ein zweites Mal verbreitert sich der Strang nur ganz unmerklich in jedem Segmente zwischen ventraler Wurzel und Ganglion. — Geht man in der Serie weiter ventralwärts, so sieht man an den Schnitten, welche die Chorda in der Mitte ihrer Höhe treffen, außer den etwas dichter angeordneten Zellen, welche ihr unmittelbar aufliegen, ein ziemlich lockeres, gefäß- und nervenführendes Bindegewebe, das in ähnlicher Weise wie an den vorigen Schnitten zwischen die Muskelsegmente vordringt. — Noch weiter ventralwärts, an den Schnitten, welche die ventrale Längsleiste treffen, wird dieses zwischen die Muskeln eindringende Gewebe entschieden dichter, doch lässt sich keine ganz scharfe Grenze zwischen ihm und dem Gewebe der Längsleisten erkennen. In diesem von den ventralen Längsleisten zwischen die Muskeln vordringenden Gewebe entstehen später die ersten Anlagen der Rippen.

Die Querschnittsbilder, die ich von einer Serie eines 22,5 mm langen Embryo erhalten habe, unterschieden sich nicht wesentlich von den Bildern des früher erwähnten Embryo von 19 mm Länge; nur sind die dorsalen und ventralen Längsleisten etwas mächtiger und die hellen Zwischenräume zwischen den Zellen etwas größer. Erhebliche Fortschritte zeigen dagegen Embryonen von 24 und 25,3 mm Länge. Es sind das die jüngsten, an denen ich eine

Elastica externa Kölliker (Limitans externa Gegenbaur) sehen kann. Diese ungemein zarte, stark lichtbrechende Membran scheidet das der Chorda unmittelbar aufliegende Gewebe, das wir nun mit Goette als äußere zellige Chordascheide oder mit Gegenbaur als Tunica skeletogena chordae bezeichnen können, von dem Gewebe der dorsalen und ventralen Längsleisten. Die Fig. 10 Taf. V giebt uns ein Bild dieser Verhältnisse bei schwacher Vergrößerung. Zwischen den dorsalen und ventralen Längsleisten, nach außen von der Elastica externa, findet sich ein aus sehr flachen Zellen bestehendes Gewebe, das sich auf die äußere Oberfläche der Leisten fortsetzt (vgl. die Figur). Wie namentlich Goette gezeigt hat und wie ich bestätigen kann, geht der »primäre Wirbelkörper«, d. h. der Wirbelkörper, in so fern sich an seiner Bildung nicht auch die Bogenbasen betheiligen, ausschließlich aus der Tunica skeletogena hervor, während die dorsalen und ventralen Bogen, die Intercalarstücke und der gesammte, die Bogen- und Intercalarstücke verbindende Bandapparat aus den dorsalen, bez. ventralen Längsleisten den Ursprung nehmen.

Die Tunica skeletogena und damit im Zusammenhang die Elastica externa zeigen in dem in Rede stehenden Stadium sehr eigenartige Verhältnisse. Der Abstand der Elastica externa von der interna hängt natürlich ab von der Dicke der Tunica skeletogena; diese ist aber nicht im ganzen Umfange der Chorda dieselbe; vielmehr zeigen sich Eigenthümlichkeiten, die auf jedem Schnitt der Serie genau in derselben Weise wiederkehren. Es ist nämlich der Abstand der Elastica externa von der Chorda und damit die Dicke der äußeren Chordascheide weitaus am größten an der Ventralseite der Chorda, von hier nach den Seiten, also gegen die ventralen Längsleisten, nähern sich die beiden Elasticae, treten dann an den Seitenflächen der Chorda unmittelbar an einander, entfernen sich abermals etwas an der Basis der dorsalen Längsleisten, um sich endlich in der dorsalen Mittellinie, unter dem Medullarrohr, wieder bis zur Berührung zu nähern. An den Stellen, wo die Elastica externa der interna unmittelbar anliegt, sind natürlich zwischen beiden keine Zellen, die der äußeren Chordascheide zugerechnet werden könnten, zu sehen. Die Fig. 10 ist bei zu schwacher Vergrößerung gezeichnet, als dass diese Eigenthümlichkeiten genau hätten eingetragen werden können; sie kann also in dieser Hinsicht als halbschematisch gelten; ich habe aber in Fig. 11 einen kleinen, ventrolateralen Theil eines solchen Querschnittes bei stärkerer Vergrößerung

gezeichnet und hier die Beziehungen der beiden Elasticae zu einander genau eingetragen. Rechts unten, also an der ventralen Seite der Chorda, sind die beiden Membranen weit von einander getrennt, nähern sich dann immer mehr und kommen rechts oben, also an der Seitenfläche der Chorda, in unmittelbare Berührung. Das Gewebe rechts unten stellt einen Theil der linken ventralen Längsleiste dar.

Es wäre natürlich wichtig zu erfahren, woher die Elastica externa stammt; obwohl nun das Stadium, in welchem ich sie zuerst nachweisen konnte, erheblich jünger war als die Stadien, in denen sie bisher gesehen wurde, kann ich doch darüber keine sichere Auskunft geben. Der Umstand, dass an den Stellen, an welchen die beiden Elasticae unmittelbar auf einander liegen, zwischen diesen keine der skeletogenen Scheide zuzurechnenden Zellen vorhanden sind, lässt die Vermuthung rege werden, dass die Elastica externa nicht der skeletogenen Scheide, sondern der dieser aufliegenden Gewebsschicht den Ursprung verdankt. —

Bei der weiteren Entwicklung werden wir also die skeletogene Scheide der Chorda und die dorsalen und ventralen Längsleisten streng aus einander zu halten haben. Aus der skeletogenen Scheide gehen die eigentlichen Wirbelkörper und die sie verbindenden Intervertebralringe hervor; aus den dorsalen Längsleisten bilden sich, wie erwähnt, die dorsalen Bogen, die Intercalarstücke und die dieselben verbindenden Bandmassen; aus den ventralen Längsleisten endlich entstehen die ventralen Bogen der Schwanzregion und die ventralen Bogenstümpfe des Rumpfes.

Obwohl nun die Bogen und Intercalarstücke früher entstehen als die Wirbelkörper, so will ich doch zunächst eine kurze Schilderung der Weiterentwicklung der skeletogenen Scheide und ihrer Umwandlung in die Wirbelkörper und Intervertebralringe geben.

Die skeletogene Scheide ist nach außen stets sehr scharf durch die Elastica externa abgegrenzt; diese nimmt allmählich an Dicke zu, so dass sie bei Scylliumembryonen von 41 und 53 mm Länge schon bei ganz schwachen Vergrößerungen (Hartnack Obj. IV) deutlich wahrgenommen werden kann. Sie ist zwischen den Bogen, also rechts und links, dorsal und ventral, dicker als unterhalb der Bogenbasen und scheint hier bei älteren Embryonen nicht ganz kontinuirlich zu sein. Die skeletogene Scheide ist Anfangs nur eine Zelle dick, ja an denjenigen Stellen, wo die Elastica externa der Tunica propria chordae aufliegt, lassen sich, wie erwähnt, keine Zellkerne

zwischen den beiden elastischen Membranen nachweisen. Bald wird die Schicht dicker: bei Embryonen von 30—31 mm Länge besteht sie aus 4—5, bei Embryonen von 33—34 mm aus 6—8 Lagen von Zellen (vgl. Fig. 6, 7 und 8 Taf. VI). Sie zeigt, sowie sie dicker wird, die bekannte koncentrische Schichtung. Die Zellen, welche die skeletogene Scheide zusammensetzen, sind langgestreckte, quer um die Chorda gelegte Fasern mit stabförmigen, bei jüngeren Embryonen zuweilen wellig gebogenen Kernen (Fig. 4 Taf. VI *ts*). Ich gehe auf diese Details nicht näher ein, weil meine Resultate in dieser Hinsicht wesentlich mit denen GOETTE's übereinstimmen.

Die skeletogene Scheide zeigt durch geraume Zeit nicht die geringste Spur einer Segmentirung; selbst noch an dem Embryo, dem die Figuren 7 und 8 Taf. VI entnommen sind, einem Embryo von 33 bis 34 mm Länge, ließ sich noch keinerlei Andeutung einer Sonderung in vertebrale und intervertebrale Abschnitte erkennen. Ältere Embryonen von Pristiurus standen mir leider nicht zu Gebote; dagegen habe ich drei Embryonen von Scyllium canicula von 41 bez. 53 und 61 mm Länge untersucht und hierbei sehr interessante Resultate über die Bildung der Wirbelkörper erzielt. Vorerst möchte ich aber zum besseren Verständnis der nachfolgenden Bemerkungen in Kürze referiren, was GOETTE über den Bau von 22 cm langen Acanthiasembryonen mittheilt. GOETTE unterscheidet hier vertebral drei Zonen: eine Außenzone aus Hyalinknorpel, die in der Wirbelmitte am dicksten ist und gegen den vorderen und hinteren Intervertebralring mit scharfem Rande ausläuft; eine Mittelzone »von leicht faseriger, noch nicht verkalkter Grundsubstanz« mit langgestreckten, spindelförmigen, quer zur Längsachse des Wirbels gestellten Zellen; und eine Innenzone, die kürzer aber dicker als die beiden anderen Zonen ist und aus einem Gewebe besteht, das wieder einige Ähnlichkeit mit hyalinem Knorpel zeigt. Mittel- und Innenzone zeigen die bekannte Sanduhr- oder Doppelkegelform.

An den drei erwähnten Scylliumembryonen finde ich nun Folgendes. Der jüngste Embryo von 41 mm Länge, dessen skeletogene Scheide ungefähr 12 Zellen dick ist, zeigt die erste Spur von Wirbelkörpern und damit die erste Spur einer Segmentirung dieser Scheide überhaupt. An einem sagittalen Medianschnitte (Fig. 9 Taf. VI) sieht man zunächst, dass überall dort, wo ein Wirbelkörper entsteht, die skeletogene Scheide eine Knorpelanlage enthält. Diese (*az*) zeigt an einem solchen Schnitte eine plankonvexe Gestalt, und zwar ist die plane (manchmal sogar sehr schwach konvexe) Fläche nach außen gegen

die Elastica externa, die konvexe nach innen gewendet. Die größte Dicke einer solchen Knorpelanlage, welche der Mitte eines Wirbelkörpers entspricht, beträgt die Hälfte der Dicke der ganzen skeletogenen Scheide. Die einzelnen Knorpelanlagen stehen eben so weit von einander ab, als sie selbst lang sind, mit anderen Worten, die Intervertebralringe sind eben so lang wie die Wirbelkörperanlagen. In histologischer Beziehung stehen die Knorpelanlagen dem Fasergewebe der skeletogenen Scheide, das in den intervertebralen Segmenten noch in seiner ursprünglichen Form erhalten ist, näher, als hyalinem Knorpel. Ich habe in Fig. 12 *a* einen Theil eines Flachschnittes einer solchen Knorpelanlage gezeichnet; sie besteht aus langgestreckten, spindelförmigen, nur durch wenig Zwischensubstanz von einander getrennten Zellen, deren Kerne der Form der Zellen angepasst sind. In der That besteht der wesentliche Unterschied zwischen dem Gewebe der Knorpelanlagen und der intervertebralen Segmente darin, dass in den letzteren die früher beschriebenen Fasern außerordentlich dicht stehen, während sie im ersteren weiter von einander entfernt sind, ein Umstand, der auf Rechnung der Zunahme der Zwischensubstanz zu setzen ist. Die Zellkerne der Knorpelanlagen sind größer, haben einen kreisrunden Querschnitt (Fig. 9) und enthalten verhältnismäßig weniger Chromatin als die übrigen (vgl. Fig. 9 und 12 *a*); vielleicht ist die absolute Menge des Chromatins in beiderlei Kernen die gleiche und nur in den Knorpelanlagen auf größere Kerne vertheilt. Übrigens finden sich in den Knorpelanlagen auch einzelne schmale Fasern mit chromatinreichen Kernen (vgl. namentlich Fig. 12 *a*). Wie ein Vergleich mit den späteren Stadien lehrt, entsprechen die Knorpelanlagen den Anlagen der Außenzone GOETTE's; Mittel- und Innenzone sind noch nicht zur Ausbildung gelangt. Indessen kann man deutlich erkennen, dass das Gewebe der skeletogenen Scheide nach innen von der Anlage der Außenzone aus etwas weniger dichtgedrängten Fasern besteht, als im Bereiche der intervertebralen Segmente.

Bei dem nächst älteren Scylliumembryo (von 53 mm Länge) hat die Wirbelsäule schon einen etwas höheren Grad der Ausbildung erreicht (Fig. 10 Taf. VI). Die skeletogene Scheide ist dicker geworden, die Wirbelanlagen länger und im Zusammenhang damit die Intervertebralringe kürzer. Die Außenzone ist nach jeder Richtung gewachsen, ihr Gewebe mehr dem Knorpelgewebe ähnlich, die Kerne größer, weniger in die Länge gestreckt, die Zellen durch eine reichlichere Menge von Zwischensubstanz von einander getrennt. An der

Innenseite der Außenzone sieht man eine dünne Gewebsschicht, die sich durch größere Tingirbarkeit charakterisirt, im Übrigen aber aus denselben quergestellten Fasern besteht, wie der Rest der vertebralen Abschnitte der skeletogenen Scheide und die Intervertebralringe. Diese Schicht (*mz*) stellt die erste Anlage der Mittelzone dar; von einer hyalinknorpeligen Innenzone ist noch nichts zu sehen.

Bei dem dritten Embryo endlich (von 61 mm Länge) ist die Entwicklung schon erheblich weiter gediehen und man kann an den Wirbelkörpern schon dieselben drei Schichten unterscheiden, die GOETTE an den Wirbelkörpern älterer Embryonen findet (Fig. 11 Taf. VI). Die Vergrößerung der Wirbelkörper kommt hauptsächlich auf Rechnung des Wachsthums der Außen- und Mittelzone, während die schon deutlich knorpelige Innenzone jetzt noch an dem Aufbau des Wirbels einen untergeordneten Antheil nimmt. Die Außenzone erscheint auf einem sagittalen Medianschnitt konkav-konvex, ihr Gewebe ist deutlich knorpelig, trägt aber seine Abstammung von Faserzellen noch deutlich zur Schau; sehr lehrreich sind in dieser Hinsicht Flachschnitte (Fig. 12 *b*), welche erkennen lassen, dass der Knorpel aus einzelnen, langgestreckten Arealen besteht, deren jedes eine oder zwei Knorpelzellen enthält; sind zwei solcher Zellen innerhalb eines Areales gelegen, so dürften sie wohl als Theilprodukte einer Mutterzelle aufzufassen sein. Die größten Knorpelzellen nehmen die Mitte der Außenzone ein (vgl. Fig. 11); nach außen und innen, sowie gegen die Ränder nehmen die Zellen an Größe allmählich ab. Die Mittelzone (*mz*) hat die Länge des ganzen Wirbels, liegt in ihrer ganzen Ausdehnung der Innenfläche der Außenzone an und ist überall von der gleichen Dicke. Sie zeigt die typische Sanduhr- oder Doppelkegelform, die sie auch in späteren Stadien kennzeichnet. Ihr Gewebe besteht aus langgezogenen, quergestellten Spindelzellen und einer ziemlich reichlichen, durch ihre Tinktionsfähigkeit ausgezeichneten Zwischensubstanz. An der Innen-, namentlich aber an der Außenfläche dieser Zone zeigt die Zwischensubstanz Unebenheiten und Grübchen, in welchen die tiefsten Zellen der Außenzone und an der Innenfläche hier und da auch einzelne Faserzellen oder Zellen der Innenzone liegen. — Die Innenzone (*iz*) zeigt die geringste Ausdehnung; sie ist schon deutlich knorpelig, wenn auch die Zellen noch stark in die Quere gezogen erscheinen. Auf dem sagittalen Medianschnitte erscheint die Zone außen plan oder eben merklich konkav, innen aber stark gegen die Chorda vorgewölbt und diese selbst dadurch vertebral tief eingeschnürt. Was die

Intervertebralringe betrifft, so beträgt ihre Länge jetzt kaum den vierten Theil der Länge der Wirbelkörper.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Wirbelkörper durch eine allmählich von außen nach innen fortschreitende Differenzirung der skeletogenen Scheide entstehen: zuerst bildet sich die Außenzone, darauf folgt die Mittelzone und zuletzt entsteht die Innenzone. Unwillkürlich drängt sich da die Frage auf, ob dieser Entwicklungsgang nicht vielleicht auch in phylogenetischem Sinne zu deuten sei; und ich glaube, dass sich Manches zu Gunsten einer solchen Deutung anführen lasse. Wir dürfen nur diese Erscheinung nicht außer Zusammenhang mit den übrigen Erscheinungen, die uns bei der Entwicklung des Skelettes entgegentreten, betrachten. Die gesammte Wirbelsäule entsteht von außen nach innen; lange vor dem Auftreten der Wirbelkörper bilden sich die Bogen und Intercalarstücke, dann folgen die einzelnen Schichten der Wirbelkörper in der beschriebenen Art auf einander; aber lange Zeit vor dem Auftreten der Wirbelbogen entstehen vom Sklerotom aus die transversalen Muskelsepten, welche die einzelnen Muskelsegmente von einander scheiden und diesen geeignete Angriffspunkte für ihre Aktion bieten. Es drängt sich dabei der Gedanke auf, dass die Muskelsegmente zunächst zur Bildung der Muskelsepten, als der am weitesten peripheriewärts gelegenen Theile der axialen Bindesubstanzen, geführt haben, dass dann die Differenzirung centripetal fortgeschritten und in der Entwicklung der Bogen zum Ausdrucke gekommen sei, und dass endlich diese selbst die Entstehung der Wirbelkörper hervorgerufen habe. —

Ich gehe nun zur Darstellung der weiteren Entwicklung der dorsalen Längsleisten über; darüber geben Sagittalschnittserien den besten Aufschluss. Ich beginne mit der Beschreibung der Bilder, welche ich von einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 24 mm Länge erhalten habe. In diesem Stadium sind sowohl die dorsalen als die ventralen Längsleisten noch unsegmentirt. Ein Schnitt, seitlich von der Chorda, aber in geringer Entfernung davon, giebt das in Fig. 1 Taf. VI wiedergegebene Bild. Es sind hier die dorsalen und ventralen Spinalnervenwurzeln (*dw* und *vw*) und die Spinalganglien (*sg*) getroffen. Hinter der Stelle, wo die dorsalen Wurzeln in die Spinalganglien eintreten, und noch weiter herab, hinter den Spinalganglien selbst, ist das Bindegewebe viel dichter als an den anderen Stellen des Schnittes. Es entspricht diese Verdichtung des Bindegewebes den Verbreiterungen der dorsalen Längsleiste zwischen

Spinalganglion und Intervertebralarterie, welche wir an Horizontalschnitten eines früheren Stadiums kennen gelernt haben (s. Taf. V Fig. 12). Weiter ventralwärts (bei *rp*) sieht man eine zweite, weniger umfängliche Stelle dichteren Bindegewebes. In diesem Gewebe kommt es später zur Entwicklung einer Rippe und es kann dasselbe medianwärts bis zur ventralen Längsleiste verfolgt werden. — Der nächste Schnitt der Serie zeigt die Ganglien nicht mehr so voll getroffen, das Gewebe hinter ihnen aber entschieden noch dichter; der zweitnächste Schnitt enthält nur mehr die medialen Anschnitte der Ganglien, und der dritte zeigt überhaupt nichts mehr von ihnen. Die Fig. 1 zeigt das sechste bis achte Ganglion; die Fig. 2 zeigt eine um drei Segmente weiter hinten gelegene Stelle des zweitnächsten Schnittes; ich habe nicht die genau der Fig. 1 korrespondirende Stelle dieses Schnittes, an der, wie erwähnt, die medialen Anschnitte der Ganglien zu sehen sind, gezeichnet, weil sich an der abgebildeten Stelle gleich mehrere Eigenthümlichkeiten auf einmal demonstriren lassen, wozu sonst mehrere Figuren nöthig gewesen wären. Der Embryo war nämlich hier etwas zur Seite gebogen, mit der Konkavität nach links, so dass also das linke Ende der Fig. 2 von der Medianebene weiter entfernt ist als das rechte. Ich will drei Strecken an dem Schnitte beschreiben, die ich in der Figur mit *a*, *b* und *c* bezeichnet habe; die erste Strecke liegt am oberflächlichsten, die letzte am tiefsten. An allen drei Strecken erkennen wir die Kontinuität der mächtigen dorsalen (*dl*) und der schwächeren ventralen (*vl*) Längsleiste. Zwischen beiden ist in der ersten Strecke (*a*) das der Chorda unmittelbar aufliegende Gewebe des Sklerotoms, in der zweiten (*b*) das sogenannte »Chordaepithel«, d. h. die oberflächlichsten Chordazellen, in der dritten (*c*) das nach einwärts vom »Chordaepithel« gelegene, großblasige Chordagewebe zu sehen. Wenn man den Schnitt der Fig. 10 Taf. V zum Vergleiche heranzieht, so versteht man, wie es kommt, dass die beiden Längsleisten an der rechten Seite der Fig. 2 dünner erscheinen als an der linken. Zum Verständnisse des ganzen Bildes will ich noch erwähnen, dass bei *sst* der Seitenstrang des Rückenmarks angeschnitten ist, dass man ferner über und unter diesem die dorsalen und ventralen Wurzeln sieht, die alternirend aus dem Rückenmarke hervortreten; endlich sei bemerkt, dass die beiden Elasticae nur desshalb auf dem Schnitte nicht zu sehen sind, weil sie schief angeschnitten sind; auch ist die Elastica externa noch sehr dünn und die interna zu wenig lichtbrechend, um auf einem Schiefschnitte durch dieselben erkannt werden zu können.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass die dorsalen und ventralen Längsleisten unsegmentirte Stränge sind, dass aber die dorsalen Längsleisten in jedem Segmente hinter dem Spinalganglion eine Verbreiterung zeigen und die ventralen Längsleisten segmentweise mit querverlaufenden Bindegewebssträngen in Zusammenhang stehen, in denen, wie erwähnt und noch ausführlich gezeigt werden soll, später die Rippen entstehen.

An einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo von 27 mm Länge sind im Wesentlichen noch die eben beschriebenen Verhältnisse zu sehen; nur sind die hinter den Spinalganglien gelegenen Verbreiterungen der dorsalen Längsleisten ansehnlicher, und überdies findet man auch deutliche Verdichtungen des Gewebes zwischen den ventralen Wurzeln der Spinalnerven und den Spinalganglien. Eine Andeutung dieser Verdichtungen, die auf Verbreiterungen der dorsalen Längsleisten zu beziehen sind, haben wir schon früher kennen gelernt.

Entschieden weiter ist die Differenzirung der dorsalen Längsleisten an einem Embryo von 28 mm Länge gediehen; hier ist es bereits zur Bildung dorsaler Bogen und Intercalarstücke gekommen. Letztere habe ich nur hinter den fünf ersten Bogen vermisst, und eben so wenig konnte ich sie hinter den zwei ersten Bogen eines 31 mm langen Embryo finden; sonst sind sie im ganzen Rumpf und, so weit ich denselben geschnitten habe, auch im Schwanz vorhanden. Das genauere Verhalten der dorsalen Bogen und Intercalarstücke zur dorsalen Längsleiste ist nun Folgendes. An einem Schnitt, welcher seitlich von der Chorda durch den Embryo geführt ist (Fig. 3 Taf. VI), sieht man hinter und über den Ganglien, an den Stellen, wo früher das verdichtete Gewebe zu sehen war, helle runde oder ovale Stellen (*db*), deren Gewebe eine große Ähnlichkeit mit Knorpelgewebe zeigt, namentlich in so fern, als die Zellen durch eine ziemlich reichliche Menge heller Zwischensubstanz von einander geschieden sind. Es sind dies die Anlagen der dorsalen Bogen. Ich würde nicht anstehen, ihr Gewebe als Knorpelgewebe zu bezeichnen, wenn nicht das Verhalten der Grundsubstanz gegen Kochenillealaun ein anderes wäre als bei echtem hyalinen Knorpel; hier nimmt sie nämlich regelmäßig eine blass violette Farbe an, während sie bei den Anlagen der dorsalen Bogen ganz ungefärbt bleibt. Diese ungemein charakteristische Farbenreaktion des hyalinen Knorpels giebt sich selbst schon bei ganz jungem Knorpel zu erkennen; in dem in Rede stehenden Stadium z. B. nehmen die Parachordalia

schon den erwähnten Farbenton an. Hinter den Anlagen der dorsalen Bogen, in dem Winkel zwischen ventraler und dorsaler Spinalnervenwurzel (bei *ic*) sieht man ähnliche, nur viel kleinere Knorpelanlagen; es sind dies die Anlagen der Intercalarstücke. Sie könnten in diesem Stadium wegen ihrer Kleinheit leicht übersehen werden und erscheinen bei einer Schnittdicke von 0,01 mm nur auf zwei, höchstens drei Schnitten. Verschiebt man die Serie und nähert sich der Medianebene, so verschwinden zunächst die Ganglien und die Intercalarstücke, während die Knorpelanlagen der dorsalen Bogen sich mehr und mehr vergrößern. An einem Schnitt, welcher vier Schnitte näher der Medianebene gelegen ist als der der Fig. 3, sieht man (Fig. 4 *db*) die mächtigen Bogenbasen und zwischen ihnen ein sehr dichtes Bindegewebe mit verhältnismäßig wenig Zwischensubstanz. Unter den Bogenbasen (bei *ts*) ist die skeletogene Scheide der Chorda zu sehen, die hier im Flachschnitt die Zusammensetzung aus querlaufenden Fasern deutlich erkennen lässt. Rechts und links davon, an den Enden der Zeichnung, ist das sogenannte »Chordaepithel« angeschnitten. Ventralwärts sieht man endlich die ventralen Bogenstümpfe (*vb*) durch ein ziemlich lockeres Gewebe von einander geschieden. Geht man in der Serie noch weiter gegen die Medianebene, so werden die Bogenbasen alsbald kleiner, und vier Schnitte nach einwärts von dem zuletzt beschriebenen Schnitte sieht man, der skeletogenen Scheide (Fig. 5 *ts*) aufliegend, einen Gewebsstreifen (*dl*), der sich in nichts von dem Gewebe der dorsalen Bogen unterscheidet und offenbar den noch unsegmentirten Theil der dorsalen Längsleisten vorstellt. Noch weiter gegen die Medianebene schwindet dieser Streifen alsbald.

Man kann diese Bilder nur dahin deuten, dass die dorsalen Bogen an ihren basalen Enden in kontinuirlicher Verbindung stehen; die Intercalarstücke jedoch hängen mit dem basalen Verbindungsstreifen der Bogen nicht zusammen, sondern sind allseitig von derbem Bindegewebe umschlossen (vgl. Fig. 3), das sie mit ihrer Umgebung, also auch mit dem erwähnten Streifen, in Zusammenhang bringt. Querschnittserien durch Embryonen dieses oder auch noch eines etwas älteren Stadiums (30—31 mm lange Embryonen) bestätigen vollkommen diese Auffassung. — Bei dem ältesten meiner Pristiurusembryonen, von dem ich eine Querschnittserie angefertigt habe, sind sowohl die Bogen als die Intercalarstücke größer geworden und reichen an der Seite des Rückenmarkes schon weit nach aufwärts. Bogen und Intercalarstücke bestehen jetzt aus hyalinem

Knorpel, der schon die erwähnte typische Farbenreaktion zeigt. Der erwähnte Gewebsstreifen ist im Bereiche der Bogen knorpelig geworden und in die Bildung der Bogenbasen aufgegangen, unterhalb der Intercalarstücke aber trägt er bindegewebigen Charakter. So sitzen also die Bogen mit ihren verbreiterten basalen Enden direkt der Elastica externa auf, die Intercalarstücke aber sind durch Bindegewebe davon getrennt. Über dem Rückenmarke, in der derben Bindegewebsmembran, welche den dorsalen Abschluss des Wirbelkanales bildet, verläuft das elastische Längsband. — Bei dem jüngsten der früher erwähnten Scylliumembryonen ist der Wirbelkanal dorsalwärts bereits geschlossen, zwischen die dorsalen Enden der Bogen und der Intercalarstücke schieben sich, mit beiden alternirend, in der von GOETTE beschriebenen Weise die dorsalen Schlussstücke ein, und über ihnen verläuft das elastische Längsband. Sowohl die Bogen als die Intercalarstücke sind mit einer Knochenrinde versehen.

Von den ventralen Bogen soll weiter unten im Zusammenhang mit den Rippen berichtet werden.

Die vorstehenden Angaben bestätigen und berichtigen z. Th. die Angaben BALFOUR's, GOETTE's und CARTIER's, zum Theil gehen sie über dieselben hinaus; namentlich aber lassen sie, wie ich glaube, ein klareres, übersichtlicheres Bild der Differenzirungsvorgänge gewinnen, als dies nach den bisherigen Angaben möglich war. Zunächst giebt BALFOUR eine Beschreibung der dorsalen und ventralen Längsleisten, indem er sagt: »During the stage L there appear four special concentrations of mesoblastic tissue adjoining the notochord, two of them dorsal and two of them ventral. They are not segmented, and form four ridges seated on the sides of the notochord. They are united with each other by a delicate layer of tissue and constitute the rudiments of the neural and haemal arches« (Monographie pag. 151). Diese Bemerkungen sind nur in so fern nicht richtig, als von einem Zusammenhang der Leisten wohl nicht gesprochen werden kann, da das Zwischengewebe, wie oben erwähnt wurde, sich nur auf die äußere Oberfläche der Leisten fortsetzt. BALFOUR giebt ferner an, dass die aus den dorsalen Längsleisten hervorgehenden knorpeligen Bogen an ihrer Basis Anfangs zusammenhängen. Diese Angabe erklärt sich leicht aus den oben mitgetheilten Befunden; auch sie ist nur in so fern nicht genau, als in dem betreffenden Stadium noch nicht von Knorpel, sondern nur von Knorpelanlage gesprochen werden sollte. Ich erwähne dies, weil sich daraus der Widerspruch GOETTE's verstehen lässt. Indem er gegen BALFOUR

polemisirt, hebt er hervor, dass ein kontinuirlicher Zusammenhang der Bogenbasen einer Seite nicht existirt, dass diese vielmehr »in keiner anderen Verbindung stehen als die oberen Bogentheile, indem nur die sie innen bekleidende dichte Schicht von einem Bogen zum anderen zieht. Auch die einander gegenüber liegenden Bogen besitzen keinen unmittelbaren Zusammenhang; allerdings finde ich dort zwischen der Pia mater und der äußeren Chordascheide die von BALFOUR erwähnte dünne Membran, welche aber jederseits nicht in die Substanz der Bogen, sondern in deren innere Bekleidung überging. An ihrer Stelle liegt später der basale Theil der Dura mater. — Zwischen oberen und unteren Bogenanlagen bestand vollends gar keine Verbindung, so dass die äußere Chordascheide zur Seite der Wirbelseite noch lange bloßliegt« (pag. 497). GOETTE meint daher »ganz sicher behaupten« zu können, dass erstens eine für die äußere Chordascheide und die Wirbelbogen gemeinsame Skeletschicht nicht existirt und zweitens auch die Wirbelbogen unter sich einer solchen gemeinsamen Grundlage entbehren. Es scheint mir, dass GOETTE in manchen Punkten nur durch den Mangel an jungem Material zu irrigen Auffassungen geführt worden ist.

Bevor ich nun zur Darstellung der weiteren Ausbildung der ventralen Bogen und Bogenstümpfe und der Entwicklung der Rippen übergehe, muss ich ein paar Worte über die Muskelsepten, d. h. über die Bindegewebslamellen, welche die Muskeln von einander scheiden, vorausschicken; es wird dies eine leichtere Verständigung hinsichtlich meiner Auffassung der Rippen ermöglichen. Ich unterscheide zunächst primäre und sekundäre Muskelsepten, und theile die primären wieder in transversale und longitudinale. Die transversalen (»intersegmentale Muskelsehnen« GOETTE's), welche von allen zuerst entstehen und sich vom Gewebe des Sklerotoms aus entwickeln, sind jene, welche die einzelnen Myomeren oder Muskelsegmente von einander scheiden. Bei den longitudinalen haben wir vor Allem ein dorsales und ventrales zu unterscheiden, welche in der Medianebene die Seitenrumpfmuskulatur beider Körperhälften von einander trennen, und ein horizontales, welches sich jederseits zwischen die dorsale und ventrale oder epaxonische und hypaxonische Muskulatur einschiebt. Als sekundäre Muskelsepten bezeichne ich jene, welche die durch die primären Septen von einander geschiedenen Hauptmuskelmassen wieder in einzelne Unterabtheilungen, in Muskelindividuen, scheiden; von diesen soll hier nicht die Rede sein.

Es ist klar, dass die transversalen und horizontalen Muskelsepten sich an bestimmten Stellen schneiden müssen; in ähnlicher Weise müssen aber auch die transversalen Muskelsepten die unter dem Peritoneum gelegene, die ventrale Muskulatur von innen her bekleidende Bindegewebslamelle schneiden. An allen Durchschnittslinien nun kann es zur Ausbildung besonderer Skeletstücke kommen.

Was nun die ventralen Bogenbildungen betrifft, so wird es gut sein, die ventralen Bogen der Schwanzregion und die ventralen Bogenstümpfe des Rumpfes aus einander zu halten; denn wenn auch zwischen beiden durchaus kein principieller Unterschied existirt, vielmehr beide die gleiche Art der Entwicklung und die gleichen Beziehungen zu den Wirbelkörpern zeigen, wenn ferner auch beide kontinuirlich in einander übergehen, so kann doch von eigentlichen ventralen Bogen des Rumpfes bei den Selachiern nicht gesprochen werden.

Die ventralen Bogen und Bogenstümpfe entwickeln sich, wie erwähnt, in derselben Weise aus den ventralen Längsleisten, wie die dorsalen Bogen aus den dorsalen. Anfangs unsegmentirt, lassen die ventralen Längsleisten erst bei Embryonen von etwa 27 mm Länge eine Segmentirung erkennen. Bei Embryonen von 28 mm (vgl. Fig. 4 *vb* Taf. VI) treten die Bogen schon deutlicher hervor, aber erst bei Embryonen von 33—34 mm Länge ist das Gewebe deutlich knorpelig. Bei dem jüngsten der oben erwähnten Scylliumembryonen stellen die Bogenstümpfe des Rumpfes sehr ansehnliche, quergerichtete Fortsätze dar, die mit breiter Basis der Elastica externa aufsitzen, sich aber geweblich von den dorsalen Bogen dadurch unterscheiden, dass sie keine Knochenrinde besitzen. Eine solche kommt auch den schon geschlossenen ventralen Bogen der Schwanzregion nicht zu.

Die ersten Anlagen der Rippen sehe ich an einer Sagittalschnittserie durch einen Pristiurusembryo von 24 mm Länge; an diesem Embryo ist das horizontale Muskelseptum, das von außen her in die Muskelsegmente einschneidet, noch nicht vollkommen ausgebildet und hat das Sklerotom noch nicht erreicht. Die Rippenanlagen sind als Gewebsverdichtungen zu erkennen, die in den transversalen Muskelsepten an der unteren Fläche des in Bildung begriffenen horizontalen Septums liegen. Diese Gewebsverdichtungen setzen sich nach einwärts bis zu den ventralen Längsleisten fort. Am dichtesten sind sie aber nicht dort, wo sie sich an die Längsleisten ansetzen, sondern dort, wo sie den im horizontalen Muskelseptum verlaufenden Ramus lateralis vagi kreuzen. Ja, man hat manchmal

sowohl in diesem, als in den nächstfolgenden Stadien Mühe, die Stränge unmittelbar neben den Längsleisten als besondere Gewebsverdichtungen zu erkennen.

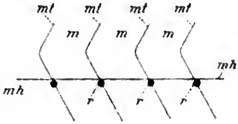
An einer Querschnittserie durch einen Embryo von 25,3 mm Länge, bei welchem das horizontale Muskelseptum schon vollständig ausgebildet ist, sind die Rippenanlagen gleichfalls als derbe Bindegewebsstränge kenntlich, die unterhalb des Seitenastes des Vagus nach außen und zugleich etwas nach hinten und oben ziehen. Sie sind aus Zellen zusammengesetzt, die dort, wo das Gewebe am dichtesten ist, also ventrolateral vom Ramus lateralis, im Allgemeinen senkrecht auf die Richtung der Rippenanlage stehen. Ganz ähnliche Bilder erhält man auch von älteren Embryonen, solchen von 27, 28, 30 und 31 mm Länge, nur dass das Gewebe sich schon mehr dem Knorpelgewebe nähert; eigentlich knorpelig ist es aber auch bei Embryonen von 31 mm Länge noch nicht; ja selbst bei dem ältesten meiner Pristiurusembryonen (von 33—34 mm Länge), wo sowohl die dorsalen als ventralen Bogen und Bogenstümpfe schon deutlich knorpelig sind, nimmt die Grundsubstanz der Rippen mit Kochenillealaun nur einen äußerst schwachen violetten Farbenton an. Bei allen diesen Embryonen ist das Gewebe, welches die Rippenanlagen mit den Bogenstümpfen verbindet, durch seine lockere Beschaffenheit sehr deutlich von jenem der Bogenstümpfe verschieden, so dass also von einem direkten Zusammenhang von Bogen und Rippen nicht die Rede sein kann.

Querschnittserien können leicht den Eindruck hervorrufen, als lägen die Rippen nicht in den transversalen, sondern im horizontalen Muskelseptum; Sagittalschnittserien lassen aber keinen Zweifel darüber aufkommen, dass sie ihrer Entstehung nach den transversalen Septen angehören und nur sehr innig der Unterfläche des horizontalen Muskelseptums angeschlossen sind. Es ist dieses Verhalten desshalb von besonderer Wichtigkeit, weil es den Schluss gestattet, dass die Rippen Produkte des axialen und nicht etwa des dermalen oder visceralen Bindegewebes sind; denn wie schon aus einander gesetzt wurde, bilden sich die transversalen Muskelsepten von innen nach außen und schieben sich in dieser Richtung zwischen die Muskelsegmente vor.

Die geschilderten Lagebeziehungen der Rippen zu den transversalen und dem horizontalen Muskelseptum mögen aus nebenstehender Skizze ersehen werden, in welcher *m* in Seitenansicht drei auf einander folgende Muskelsegmente, *mt* die transversalen, *mh* das

horizontale Muskelseptum bedeuten und mit *r* die Stellen bezeichnet sind, an denen sich die Rippen entwickeln.

Fig. 10.



Auf Taf. VI Fig. 6 habe ich einen Schnitt durch die Mitte des Rumpfes eines Pristiurusembryo von 31 mm Länge abgebildet. Man sieht vom ventralen Bogenstumpfe (*vb*) nach auf- und auswärts gegen die Seitenlinie (*sl*) das horizontale Muskelseptum ziehen (*mh*), sieht ferner, scheinbar im Muskelseptum selbst, aber, wie Sagittalschnittserien durch Embryonen dieses Stadiums lehren, an der ventralen Seite der Durchschnittslinie des horizontalen und des betreffenden transversalen Septums, eine Rippe (*rp*), die hier ungefähr in einem Drittel ihrer Länge getroffen ist, und sieht endlich über der Rippe und in geringer Entfernung von der Wirbelsäule den Ramus lateralis vagi (*rl*). Von Wichtigkeit ist es auch, das Verhalten der ventralen Bogenstümpfe zum Bindegewebe des Peritoneums (*p*) zu beachten; von den Bogenstümpfen sieht man nämlich über die Urniere hinweg eine Bindegewebslamelle ziehen, welche sich direkt ins Bindegewebe des Peritoneums fortsetzt. Sowohl diese Lamelle als auch das horizontale Muskelseptum nehmen später an Dicke noch erheblich zu und bei dem Scylliumembryo von 53 mm Länge kann ich das letztere schon mit freiem Auge deutlich sehen.

Von der größten Wichtigkeit für das Verständnis des Verhältnisses der Rippen zu dem ventralen Bogensystem sind die Beziehungen der beiden zu einander am Beginn der Caudalregion. Ich will diese Beziehungen nach den Bildern beschreiben, welche ich von dem Pristiurusembryo von 33—34 mm Länge erhalten habe, bemerke aber ausdrücklich, dass dieselben auch an einem der jüngsten Embryonen, welcher Rippenanlagen besitzt, nämlich schon an einem Embryo von 25,3 mm Länge, im Wesentlichen dieselben sind; nur zeigen selbstverständlich sowohl die Rippen als die ventralen Bogen hier geringere Dimensionen. Ich wähle hauptsächlich desshalb die Bilder eines älteren Embryo, weil sich die Beschreibung Balfour's auf dasjenige Stadium bezieht, das auch meiner Beschreibung zu Grunde gelegt werden soll.

Schon bei verhältnismäßig jungen Embryonen kann man sehen, dass die ventralen Bogenstümpfe an der Schwanzwurzel größer werden. Dies tritt natürlich bei älteren Embryonen noch deutlicher

hervor. Bei dem in Rede stehenden Embryo reichen die ventralen Bogen schon weit an der Aorta und Vena caudalis herab, konvergiren dabei und bringen den Caudalkanal von den Seiten her fast vollständig zum Abschluss (vgl. Fig. 8 Taf. VI). Ich habe in Fig. 7 und 8 zwei Schnitte durch ein und dasselbe Segment der Schwanzwurzel abgebildet; der vordere (Fig. 7) ist der zweite, der von der Rippe dieses Segmentes (*rp*) etwas zeigt; der hintere (Fig. 8) der vorletzte, der von dieser Rippe noch etwas sehen lässt. Letzteren Schnitt habe ich gezeichnet, um einerseits zu zeigen, wie weit der ventrale Bogen nach abwärts reicht, andererseits wie lange die Rippe dieses Caudalsegmentes ist. Interessant an diesem Schnitt ist auch die relative Verschiebung der Seitenlinie (*sl*), die sich aus einem Vergleich mit dem Schnitt der Fig. 6 durch einen Embryo von 31 mm Länge ergiebt. Wichtiger ist für uns der Schnitt der Fig. 7, der das proximale Ende der Rippe zeigt. Der unmittelbar vorhergehende Schnitt der Serie, der erste, der überhaupt etwas von dieser Rippe zeigt, enthält eigentlich nur einen Anschnitt derselben oder, streng genommen, nur ihr Perichondrium. Die Beziehung zu der Bogenwurzel ist aber genau dieselbe wie an dem abgebildeten Schnitt. Diese Beziehung ist nun eine sehr eigenthümliche; wir können uns ohne Weiteres mit voller Schärfe überzeugen, dass zwischen proximalem Ende der Rippe und Bogenwurzel ein Bindegewebe liegt, das mit Knorpelgewebe auch nicht die geringste Ähnlichkeit besitzt; oder, mit anderen Worten, von einer kontinuirlichen Verbindung, etwa in der Weise, dass die Rippe als ein seitlicher Fortsatz der Bogenwurzel erschiene, kann gar keine Rede sein. Rippen und Bogen stehen lediglich durch Bandmassen in Verbindung, genau so, wie dies bei jeder Rumpfrippe leicht zu konstatiren ist.

Wie viele solcher Caudalrippen vorhanden sind, kann ich leider nicht sagen, da ich von älteren Embryonen nie den ganzen Schwanz geschnitten habe. Es dürfte übrigens auch nicht von großem Belang sein, die Zahl genau zu kennen; sie beträgt zum mindesten vier.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, dass die Rippen mit den ventralen Bogen in keinem genetischen Zusammenhange stehen; sie sind allerdings schon frühzeitig durch Bandmassen damit verbunden, aber dies berechtigt uns nicht, einen Schluss auf eine gemeinsame Anlage beider zu ziehen. Zu keiner Zeit erscheinen die Rippen als direkte Verlängerungen oder als seitliche Fortsätze der ventralen Bogen und Bogenstümpfe, vielmehr stellen sie von allem Anfang an selbständige Bil-

dungen dar. Allerdings aber finden sie schon frühzeitig einen mehr oder minder innigen Anschluss an die zunächst gelegenen Theile der Wirbelsäule.

Diese Auffassung, die sich eng an die embryologischen Thatsachen hält und die, wie wir noch sehen werden, auch durch andere Erwägungen gerechtfertigt wird, weicht eben so weit von der Auffassung GEGENBAUR's, der die Rippen als »Differenzirungen des unteren Bogensystems« betrachtet, als von derjenigen GOETTE's ab, der die Rippen der Selachier für »abgegliederte Seitenfortsätze« der ventralen Bogen hält. GOETTE stützt diese Ansicht theils auf seine eigenen Beobachtungen, theils auf die Angaben BALFOUR's über die Coexistenz von Rippen und ventralen Bogen in der vorderen Caudalgegend der Selachierembryonen. Wie oben gezeigt wurde, ist diese Angabe BALFOUR's allerdings richtig, unrichtig ist aber die Darstellung, die er von dem Zusammenhang von beiderlei Gebilden giebt. BALFOUR giebt auf Taf. XII Fig. 10 seiner Monographie[1] eine Abbildung, die den direkten Zusammenhang von Rippen und Bogen allerdings ungemein deutlich zeigt, die aber den thatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. Ich kann nur annehmen, dass der Schnitt, welchen BALFOUR dieser Abbildung zu Grunde legte, zu dick war, um die feineren Details erkennen zu lassen, und glaube damit auch den Umstand in Zusammenhang bringen zu sollen, dass die Abbildung so überaus schematisch gehalten ist. GOETTE giebt an, bei reifen Scylliumembryonen an den ventralen Bogen der Schwanzwurzel kurze, höckerförmige Fortsätze gefunden zu haben, welche in die horizontale Grenzfurche beider Stammesmuskelhälften hineinragten. »In der Aftergegend, wo die Nieren bereits an die Stelle des Venenkanales getreten sind, haben sich die unteren Bogen bis an die Basis des eben genannten Fortsatzes verkürzt, und wächst hinwiederum der letztere, zwischen den beiden Muskelmassen nach außen merklich ansteigend, zu einer langen Spange aus, welche bis an die Haut reicht, wo dieselbe vom Seitenkanal durchzogen wird.« »Diese Seitenfortsätze der unteren Bogen waren bei meinen Scyllien bereits von ihren Bogen abgegliedert; in ihrer ersten Anlage bei Torpedo und noch bei Mustelus laevis war aber die Kontinuität jener Knorpeltheile noch eine vollständige, der genannte Ursprung der Fortsätze

[1] Diese Abbildung kehrt in seinem Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte und in der Abhandlung über den Bau und die Entwicklung von Lepidosteus wieder.

also unzweifelhaft.« Zu diesen Ausführungen GOETTE's möchte ich nur bemerken, dass die jüngsten Mustelusembryonen, die GOETTE untersuchte, 10 cm, die jüngsten Torpedoembryonen 55 mm lang waren, dass also beide schon weit über die ersten Stadien der Rippenentwicklung hinaus waren und möglicherweise Verhältnisse boten, welche nicht mehr den ursprünglichen entsprachen. Ich kann also den erwähnten Angaben GOETTE's, selbst vorausgesetzt, dass sie in Beziehung auf Mustelus und Torpedo den Thatsachen vollkommen entsprechen sollten, kein großes Gewicht beilegen.

Ich halte also die Rippen der Selachier weder für abgegliederte ventrale Bogen, noch für abgegliederte Seitenfortsätze solcher Bogen, sondern für selbständige Skeletstücke, welche syndesmotisch mit den ventralen Bogen, beziehungsweise Bogenstümpfen in Zusammenhang stehen.

Es erhebt sich nun aber noch eine andere ungemein wichtige Frage, nämlich die Frage nach der Homologie der als »Rippen« bezeichneten Skeletstücke der Wirbelthiere überhaupt. Diese Frage hat zuerst GOETTE in seiner »Entwicklungsgeschichte der Unke« und später in seinen »Beiträgen zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere« einer eingehenden Erörterung unterzogen. Er ist dabei zu Anschauungen gekommen, welche von den bis dahin fast allgemein angenommenen erheblich abweichen. GOETTE hat sich nicht begnügt, bloß am Skelet die Beziehungen der Rippen zu den Wirbeln zu untersuchen, sondern er hat zuerst auf die außerordentlich wichtigen Lagebeziehungen der Rippen zu den großen Abschnitten der Stammesmuskulatur hingewiesen. So ist er dahin gekommen, die Rippen der Selachier mit jenen der Amphibien und Amnioten zu vergleichen und sie den sogenannten Rippen der Ganoiden und Teleostier gegenüberzustellen. Er hat gezeigt, dass jene stets zwischen epiaxonischer und hypaxonischer Muskulatur gelegen sind, diese dagegen dicht unterhalb des Peritoneums, an der medialen Seite der hypaxonischen Muskulatur. GOETTE sagt: Die Rippen der Plagiostomen sind ganz andere Gebilde als die Pleuralbogen der Ganoiden und Teleostier. Letztere dürfen überhaupt nicht Rippen genannt werden, weil sie mit den zuerst so genannten Skelettheilen der Amnioten gar nicht vergleichbar sind. »Die abgegliederten Seitenfortsätze der Plagiostomen haben aber den genetischen Zusammenhang mit Wirbelbogen und die Lage in den Muskeln mit den Amniotenrippen gemein und rechtfertigen somit ihre eigene Bezeichnung als Rippen«, obwohl sie in einem Punkte von den Rippen

der Amphibien und Amnioten abweichen, nämlich in so fern, als diese ausnahmslos von den oberen, nicht wie bei den Selachiern von den unteren Bogen ausgehen. GOETTE sucht diese Differenz dadurch zu erklären, dass er darauf hinweist, dass obere und untere Bogen »homotype« Bildungen seien, wesshalb auf die Differenz des Ursprunges der Rippen kein allzu großer Nachdruck gelegt werden dürfe.

Zu ganz ähnlichen Ansichten ist unlängst HATSCHEK gelangt, nur hat er bei seinen Erörterungen auf die Selachier keine Rücksicht genommen. Er ist dabei von den Verhältnissen bei Polypterus ausgegangen, von denen später noch die Rede sein soll.

Auch BALFOUR hat sich wiederholt mit dieser Frage beschäftigt. Die Ansicht, die er Anfangs, hauptsächlich auf Grund seiner Untersuchungen an Selachiern, vertrat, war nicht wesentlich von derjenigen GOETTE's verschieden. Später aber, in seiner gemeinsam mit PARKER ausgeführten Untersuchung über den Bau und die Entwicklung von Lepidosteus, sprach er die Vermuthung aus, dass die Rippen der Selachier, wenn sie auch in ihrer Lage von denen der Ganoiden und Teleostier verschieden wären, sich gleichwohl von diesen ableiten lassen könnten. Für die ursprünglichsten Verhältnisse hielt er diejenigen der Ganoiden und Dipnoer, bei welch letzteren die Rippen gleichfalls eine subperitoneale Lage besitzen, und glaubte die differente Lage der Rippen der Selachier durch die Annahme erklären zu sollen, dass die Rippen längs der intermusculären Septen nach aufwärts gewandert seien, bis sie an der Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur angelangt waren. Er berief sich dabei auf die Thatsache, dass die Rippen der Knochenfische sich zuweilen ziemlich weit vom Peritoneum entfernen und in den intermusculären Septen nach außen vorschieben. So glaubte er also für eine vollständige Homologie der Rippen aller Fische eintreten zu sollen. Die Frage nach der Homologie der Fischrippen mit denen der Amphibien und Amnioten ließ er unerörtert. Er schreibt darüber Folgendes: »This is not the place to enter into the obscure question as to how far the ribs of the Amphibia and Amniota are homologous with those of the fishes. It is to be remarked, however, that the ribs of the Urodela (1) occupy the same position in relation to the muscles as the Elasmobranch ribs, (2) that they are connected with the neural arches, and (3) that they coexist in the tail with the haemal arches, and seem, therefore, to be as different as possible from the ribs oft the Dipnoi.«

Bevor ich nun selbst auf eine Erörterung dieser Frage eingehe, muss ich auf eine Thatsache aufmerksam machen, die von der allergrößten Wichtigkeit ist, die aber, so viel ich sehe, bisher gar keine Beachtung gefunden hat. Überall findet man nämlich die Angabe, dass bei allen Wirbelthieren die Seitenrumpfmuskulatur in eine dorsale und ventrale Gruppe getheilt sei. Aber schon der nächstbeste Querschnitt durch einen Petromyzon hätte die Unrichtigkeit dieser Annahme erweisen können; hier findet man keine Spur eines horizontalen Muskelseptums, also auch keine Spur einer Scheidung in dorsale und ventrale Muskulatur. Jedes Myomer ist einfach und ungetheilt, und dies kommt auch schon äußerlich an gehärteten Thieren ohne Weiteres zum Ausdruck. Diese Beobachtung veranlasste mich, auch bei Myxine und Amphioxus nachzusehen; zeichnet doch Wiedersheim bei beiden eine scharfe Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur; ja bei Myxine hebt er noch die Seitenlinie ganz besonders hervor. Aber schon die ersten Sagittalschnitte durch Amphioxus überzeugten mich von dem völligen Mangel eines horizontalen Muskelseptums; die Täuschung wird hier durch die Abknickung der Myocommata hervorgerufen, und indem Wiedersheim die Abknickungsstellen durch eine horizontale Linie mit einander verband, erhielt er eine scharfe Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur. Eben so wenig wie bei Petromyzon und Amphioxus existirt aber auch bei Myxine eine Scheidung in dorsale und ventrale Muskulatur. Allerdings liegen hier die Verhältnisse etwas schwieriger und lassen leichter eine Täuschung zu. Bekanntlich ist es hier bereits zu einer Differenzirung eines schiefen Bauchmuskels gekommen und es könnte nun die dorsolaterale Ursprungsgrenze dieses Muskels eine Scheidung zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur vortäuschen; indessen ist diese Ursprungsgrenze nicht dort gelegen, wo man sonst ein horizontales Muskelseptum suchen müsste, sondern viel weiter ventralwärts, etwa in halber Höhe der seitlichen Bauchwand. Vollends kann man sich aber bei Betrachtung der Seitenmuskulatur von innen her überzeugen, dass auch bei Myxine ein horizontales Muskelseptum fehlt. Bdellostoma habe ich leider nicht untersuchen können und muss es daher dahingestellt sein lassen, ob wir in der Scheidung der Seitenrumpfmuskulatur in eine dorsale und ventrale Hälfte einen Charakter zu erblicken haben, der ausschließlich den Gnathostomen zukommt, den Cyclostomen und dem Amphioxus aber fehlt. Indessen muss dies nach den mitgetheilten Beobachtungen sehr wahrscheinlich erscheinen.

Mit dem Mangel eines horizontalen Septums fehlen aber auch die Bedingungen zur Bildung von Rippen nach dem Typus der Selachierrippen, da diese, wie oben ausgeführt wurde, an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten mit dem horizontalen Septum zur Entwicklung kommen.

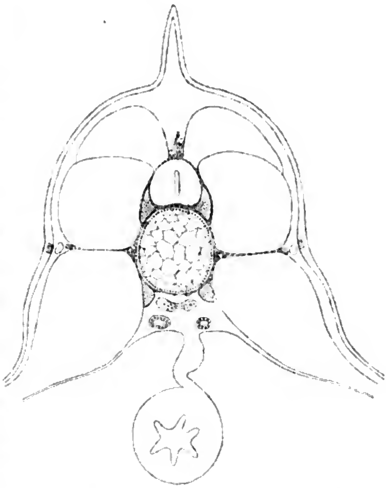
Hinsichtlich der Lage des horizontalen Muskelseptums ist es von Interesse, dass dasselbe bei den niedersten Gnathostomen, den Selachiern und Ganoiden, die tiefste Lage hat, indem es in der Höhe der ventralen Fläche der Wirbelsäule gelegen ist, dass es dann bei den Teleostiern weiter dorsalwärts rückt und an die Wirbelsäule in deren halber Höhe herantritt, und dass es endlich bei den Amphibien und Amnioten die Wirbelsäule in der Höhe ihres dorsalen Umfanges oder in der Höhe der Wurzeln der dorsalen Bogen erreicht. Mit anderen Worten: die Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur erfährt in der Reihe der Gnathostomen eine Verschiebung von unten nach oben und im Zusammenhange damit erlangt die ventrale Muskulatur mehr und mehr das Übergewicht über die dorsale. Unwillkürlich wird dadurch der Gedanke nahe gelegt, dass diese Verschiebung der ursprünglichen Verhältnisse in dem Übergang vom Wasser- zum Landleben, sowie in der weiteren Ausbildung der Extremitäten, die ja ihre Muskulatur der ventralen Rumpfmuskulatur entnehmen, ihren Grund habe.

Bei der Beantwortung der Frage nach der Homologie der Rippen wollen wir zunächst von der Thatsache ausgehen, dass bei den Selachiern 1) die Rippen unabhängig von der Wirbelsäule zur Entwicklung kommen, und dass sie 2) an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums entstehen.

Bei den Ganoiden entstehen die Rippen, wie aus den Beobachtungen Balfour's an Lepidosteus hervorgeht, an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten und des subperitonealen Bindegewebes, und das Gleiche gilt von den Rippen der Knochenfische und wohl auch der Dipnoer. Die Rippen zeigen also hier von allem Anfang an eine wesentlich andere Lage als bei den Selachiern. Gegen eine Homologie der Fischrippen im Sinne Balfour's scheint mir vor Allem das Verhalten von Polypterus zu sprechen, das Balfour mit keinem Worte erwähnt. Bekanntlich finden sich hier in jedem Segment zwei Rippenpaare, ein dorsales und ein ventrales; dieses liegt subperitoneal und entspricht also den Rippen der übrigen Ganoiden und der Teleostier, jenes liegt an den Durchschnittslinien des horizontalen und des betreffenden transversalen Muskelseptums,

also zwischen epaxonischer und hypaxonischer Muskulatur, und entspricht demnach der Lage nach den Selachierrippen. Wenn die Ansicht BALFOUR's richtig wäre, würde dies Verhalten ganz unverständlich sein, da in jedem Segment immer nur ein Rippenpaar gelegen sein könnte; wenn aber die Rippen selbständige Skeletstücke vorstellen, welche überall dort zur Ausbildung kommen können, wo die transversalen Muskelsepten auf longitudinale Bindegewebslamellen stoßen, so verliert diese Thatsache ihr Befremdendes. Ferner dürfte vielleicht auch die relativ hohe Lage des horizontalen Muskelseptums der Teleostier gegen BALFOUR's Ansicht sprechen. Wie aus nebenstehender Figur (Fig. 11), welche einen Querschnitt eines Forellenembryo darstellt, hervorgeht, tritt hier das horizontale Muskelseptum in halber Höhe der Chorda an die skeletogene Scheide derselben heran. Wenn sich hier Rippen nach dem Typus der Selachierrippen entwickelten, könnten dieselben nicht von den ventralen Bogen oder, richtiger, Bogenstümpfen, die in der Figur leicht zu erkennen sind, abgehen, sondern sie müssten sich an die Wirbelkörper in deren halber Höhe ansetzen. — Bei Syngnathus findet man nun ganz eigenartige Verhältnisse. Bekanntlich fehlen den Lophobranchiern die Rippen, aber es sind doch in der Schwanzregion ventrale Bogen vorhanden, die den ventralen Bogen der übrigen Teleostier vollkommen entsprechen und auch, wie diese, die A. und V. caudalis einschließen. Ein Querschnitt durch einen älteren Syngnathusembryo bietet wesentlich dasselbe Bild, wie ein Schnitt durch einen Forellenembryo; nur

Fig. 11.



ist das horizontale Muskelseptum sehr viel dicker als hier. Und nun kommt es an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums zur Ausbildung mächtiger Knochenspangen, welche in halber Höhe der Chorda von der Tunica skeletogena ausgehen und bis gegen die Haut reichen. Ich würde diese Knochenspangen unbedenklich für Bildungen nach dem Typus der Selachierrippen erklären, wenn sie selbständig entständen und sich erst sekundär mit der Wirbelsäule in Verbindung setzten. Diese, der Lage nach den Selachierrippen entsprechenden Knochenspangen, welche später als Querfortsätze der Wirbel erscheinen, bestehen nun in der Caudalregion gleichzeitig mit ventralen Bogen. Es sind also hier, ähnlich wie bei Polypterus, Bildungen vorhanden, welche in ihrer Lage den Selachierrippen entsprechen und zugleich Bildungen, welche ihrer Lage nach den Teleostierrippen oder vielmehr deren caudalen Repräsentanten zu vergleichen sind. Dieser Fall scheint mir zu zeigen, dass, wenn die gesammte übrige Organisation eines Fisches die Existenz von Skeletstücken zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur erfordert, nicht etwa die subperitonealen Knochenspangen in den transversalen Septen nach oben wandern, bis sie an der Stelle ihres Bedarfes angelangt sind, sondern dass vielmehr in einem solchen Falle neue Skeletstücke, resp. Knochenfortsätze zur Ausbildung gelangen. — Alles in Allem scheint mir die Auffassung Balfour's mit den Thatsachen nicht vereinbar zu sein und ich schließe mich daher in so fern der Ansicht Goette's an, als ich die Rippen der Selachier für andere Bildungen halte, als die Rippen der Ganoiden, Teleostier und Dipnoer; ich weiche aber in so fern von Goette ab, als ich die Selachierrippen nicht für abgegliederte Seitenfortsätze ventraler Bogen, sondern für selbständige Skeletstücke halte.

Die Frage nach der Bedeutung der Amphibien- und Amniotenrippen scheint mir nicht so schwierig zu sein, wie Balfour meint. Freilich ist sie nicht von dem Gesichtspunkte Goette's zu beantworten, der die Differenz des Ursprungs der Rippen der Selachier und Amphibien damit erklären zu können vermeint, dass er auf die »Homotypie« der dorsalen und ventralen Bogen hinweist. Vielleicht dürften die thatsächlichen Schwierigkeiten doch auch dann nicht zu beseitigen sein, wenn man den Begriff der Homotypie im weitesten Sinne fasst und die dorsalen und ventralen Bogen für wesentlich gleichartige Bildungen erklärt. Ein abgegliederter Seitenfortsatz eines ventralen Bogens bleibt immer und unter allen Um-

ständen etwas Anderes, als ein eben solcher Fortsatz eines dorsalen Bogens. Für mich hat daher der Ausdruck »Homotypie« in diesem Fall nur die Bedeutung eines Wortes ohne Inhalt.

Über die Entwicklung der Amphibienrippen liegen zahlreiche Beobachtungen vor und, wenn diese auch nicht durchwegs übereinstimmen, so lassen sie sich doch von dem von mir vertretenen Standpunkte aus ganz wohl verwerthen. Die jüngsten Stadien der Rippenentwicklung hat unstreitig A. E. Fick beobachtet. Im Gegensatz zu früheren Mittheilungen Goette's giebt er an, dass die ersten Anlagen der Rippen als selbständige, von der Anlage der Wirbelsäule und der dorsalen Bogen deutlich getrennte Bildungen in den transversalen Muskelsepten entstehen. Diese Angabe hat Goette später dahin bestätigt, dass er bemerkt, »dass die Rippen der Molche nicht knorpelige Auswüchse der oberen Wirbelbogen sind«, wie er früher annahm, sondern dass sie »aus einem weichen Bildungsgewebe innerhalb der Muskulatur entstehen«. Goette bestätigt dann weiter eine ältere Angabe von Aug. Müller, nach der die Rippenanlagen doppelt sind und erst später zu einem einheitlichen Stück verschmelzen. Von diesen Angaben interessirt uns zunächst diejenige Fick's; die Rippen entstehen also unabhängig von der Wirbelsäule in den transversalen Muskelsepten und zwar, wie ich nach meinen Beobachtungen an älteren Tritonlarven hinzufügen kann, an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums. In so fern stimmt also ihre Entwicklung vollkommen mit derjenigen der Selachier überein; sie weicht aber darin davon ab, dass die Rippen hier mit den ventralen, bei den Amphibien mit den dorsalen Bogen in Verbindung treten. Dies hat lediglich den Grund in der Verschiebung des horizontalen Muskelseptums, auf welche oben schon hingewiesen wurde. Die doppelte Anlage der Amphibienrippen, die ich noch bei verhältnismäßig weit entwickelten Tritonlarven angedeutet finde, erkläre ich mir aus einer Spaltung des horizontalen Septums an seinem Ansatz an der Wirbelsäule, wodurch sich zwei Durchschnittslinien mit jedem transversalen Septum ergeben müssen.

Was die Entwicklung der Rippen der Amnioten betrifft, so liegen, so viel ich weiß, aus der letzten Zeit, abgesehen von einigen Angaben Froriep's, keine Beobachtungen vor, die in die frühesten Stadien zurückgreifen würden. Ich finde aber bei Fick eine Angabe Bruch's citirt, nach der auch bei den Säugethieren und Vögeln die Rippen selbständig, d. h. unabhängig von der Wirbelsäule zur Entwicklung kommen sollen; und dasselbe behauptet Bruch auch für

die Schildkröten. Jedenfalls wären neue Untersuchungen über diesen Gegenstand sehr wünschenswerth.

Fassen wir das Ganze zusammen, so können wir sagen: die Rippen (»Pleuralbogen«) der Ganoiden und Teleostier und wohl zweifellos auch die der Dipnoer entstehen an den Durchschnittslinien der transversalen Muskelsepten und des subperitonealen Bindegewebes, und zwar, wie es scheint, in direktem Zusammenhang mit den ventralen Bogenstümpfen; die Rippen der Selachier, Amphibien und Amnioten entstehen an den Durchschnittslinien der transversalen und des horizontalen Muskelseptums, und zwar unabhängig von der Wirbelsäule als selbständige Gebilde. Die Stelle des Ansatzes der Rippen an der Wirbelsäule hängt einzig und allein von der Lage des horizontalen Muskelseptums ab; tritt dieses in der Höhe des ventralen Umfanges der Wirbelsäule an diese heran, so treten die Rippen in Verbindung mit den ventralen Bogen, beziehungsweise Bogenstümpfen, wie bei den Selachiern; tritt es in der Höhe des dorsalen Umfanges der Wirbelsäule mit dieser in Verbindung, so setzen sich die Rippen an die dorsalen Bogen an, wie bei den Amphibien und Amnioten. Nun ist es in hohem Grade auffallend, dass die Amphibien Verhältnisse darbieten, die sich nicht an diejenigen ihrer nächst niederen Verwandten, für die man gewöhnlich die Dipnoer hält, sondern viel inniger an die der Selachier anschließen. Dabei ist aber zu bedenken, dass unsere Kenntnisse der Verwandtschaftsbeziehungen der niederen Wirbelthiere noch sehr im Argen liegen und dass es ganz wohl möglich wäre, dass das hergebrachte Schema des Stammbaumes, dem auch ich bei früheren Erörterungen gefolgt bin[1], den thatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht. Vielleicht ließe sich die Ansich rechtfertigen, dass nicht die Dipnoer, sondern die Crossopterygier die nächsten uns erhalten gebliebenen Verwandten der Amphibien repräsentiren. Mit Rücksicht auf diese Möglichkeit habe ich es versucht, die verwandtschaftlichen Beziehungen der niederen Wirbelthiere in umstehendem Schema zum Ausdruck zu bringen.

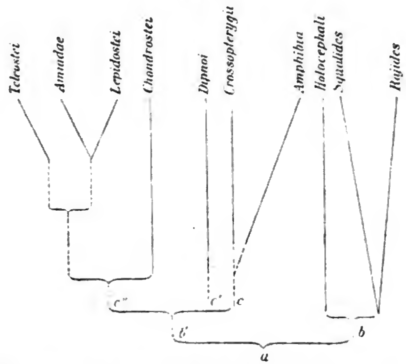
Sollte sich diese Vermuthung als richtig erweisen, so wäre es immerhin denkbar, dass sowohl die Stammform *a*, wie die Stammformen *b* und *b'*, Rippen gehabt haben, die zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur gelegen waren. Im weiteren Verlauf der

[1] Dieses Schema wurde von Herrn Beard einer sehr abfälligen Kritik unterzogen, die aber auf mich nur erheiternd gewirkt hat und daher ihren Zweck wohl verfehlt haben dürfte.

Phylogenese müssten diese Rippen bei den Formen c' und c'' verloren gegangen sein und subperitonealen Skeletbildungen (»Pleuralbogen« GOETTE) Platz gemacht haben, bei der Stammform c dagegen müssten sich solche Pleuralbogen neben den von den Vorfahren b' und a ererbten Rippen gebildet haben. In diesem Falle würde man allerdings die Rippen der Amphibien und Amnioten für Homologa der Selachierrippen halten dürfen.

Von diesem Gesichtspunkte würde auch noch eine andere Thatsache ihre Erklärung finden. Ich meine das gleichzeitige Vorkommen von Rippen und ventralen Bogen an der Schwanzwurzel der Amphibien, auf das schon STANNIUS, HYRTL, GOETTE, CLAUS u. A.

Fig. 12.



hingewiesen haben und das namentlich von den beiden letztgenannten Forschern als Beweis gegen die Ansicht GEGENBAUR's hervorgehoben wurde. Bei den Dipnoern schließen sich an der Schwanzwurzel die Rippen (»Pleuralbogen«) zur Bildung ventraler Bogen und damit steht es im Zusammenhang, dass diskrete Rippen am Schwanz der Dipnoer fehlen. Bei den Crossopterygiern (Polypterus) legen sich an der Schwanzwurzel die ventralen Rippen (»Pleuralbogen«) in derselben Weise, wie die homologen Gebilde der Dipnoer, zur Bildung ventraler Bogen an einander, während gleichzeitig die dorsalen Rippen schwinden, ohne etwas mit der Bildung der Bogen zu thun zu haben. Bei den Amphibien endlich sind die ventralen Rippen im Bereich des Rumpfes vollkommen geschwunden, ihre Homologa haben sich

aber am Schwanz als ventrale Bogen erhalten; zugleich erstrecken sich die eigentlichen Rippen vom Rumpf bis auf die Schwanzwurzel. So finden wir also an der Schwanzwurzel der Amphibien ähnlich wie am Rumpf von Polypterus Skeletstücke zweierlei Art: dorsale, die als Wiederholungen der Rumpfrippen erscheinen, und ventrale, die mit den ventralen Bogen der Crossopterygier und Dipnoer zu vergleichen sind.

Sollte indessen das oben gegebene Schema den thatsächlichen Verwandtschaftsverhältnissen nicht entsprechen und sich die Amphibien direkt von dipnoer-ähnlichen Vorfahren herleiten, so müsste man ihre Rippen für Neubildungen ansehen, die sich nach dem Verlust der Dipnoerrippen gebildet haben.

Es war ursprünglich nicht meine Absicht, auch die Entwicklung der paarigen Flossen der Selachier mit in den Kreis meiner Beobachtungen zu ziehen. Als ich aber an meinen Präparaten die Angaben DOHRN's und BALFOUR's prüfte, fiel mir Einiges auf, was mir der genaueren Verfolgung werth erschien. Je mehr ich mich dann in den Gegenstand vertiefte, um so interessanter wurden meine Ergebnisse und es erwachte in mir der Wunsch, auch die Extremitätenentwicklung der höheren Wirbelthiere kennen zu lernen. So wurde ich dahin geführt, auch die Entwicklung der Ganoiden und Amphibien daraufhin zu untersuchen. Wenn nun auch meine Erwartungen nur zum Theil erfüllt wurden und das mir zu Gebote stehende Material nicht ausreichte, um auf die vielen Fragen, die sich erhoben, eine befriedigende Antwort zu erhalten, so habe ich doch Manches gefunden, was der Mittheilung werth erscheinen dürfte. Ja, vielleicht darf ich sogar die Hoffnung aussprechen, dass die Gesichtspunkte, zu denen meine Untersuchungen geführt haben, eine endgültige Lösung der Frage nach der Entwicklung und morphologischen Bedeutung der Extremitäten in nicht allzu ferner Zeit erwarten lassen.

Meine Beobachtungen wurden hauptsächlich an Embryonen von Pristiurus und Torpedo marmorata angestellt; von Squaliden habe ich außerdem einige Embryonen von Acanthias, von Rajiden einige Embryonen von Torpedo ocellata untersucht.

Die Entwicklung der paarigen Flossen verläuft bei den Squaliden in einigen Punkten anders als bei den Rajiden. Hinsichtlich

der Extremitätenentwicklung von Pristiurus sind wir bisher mit folgenden Thatsachen bekannt geworden. Schon bei Embryonen mit 50—51 Urwirbeln beginnen die Zellen der parietalen Seitenplatte dort, wo später die Anlage der Brustflosse erscheint, zu proliferiren und damit den Grund zu jenem Mesodermwulst zu legen, der die seitliche Leibeswand in Form einer Leiste hervorwölbt. Bei Embryonen von 74 Urwirbeln beginnt sich das Ektoderm über dem Mesodermwulst zu verdicken, und bei Embryonen von 83 Urwirbeln hebt es sich in Form einer Falte empor. Zu dieser Zeit macht sich auch die erste Anlage der Bauchflosse bemerkbar, die zunächst eben so wie die der Brustflosse aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermverdickung besteht. Die Anlagen der beiden Flossen stehen Anfangs nicht mit einander in Verbindung, indem sich bei Embryonen des zuletzt erwähnten Stadiums weder ein kontinuirlicher Mesodermwulst, noch auch eine kontinuirliche Ektodermleiste oder Ektodermverdickung findet. Erst bei Embryonen von 94 Urwirbeln erhebt sich das Ektoderm an der Bauchflossenanlage zu einer niedrigen Falte. Die vordere Extremität eilt also in ihrer Entwicklung von allem Anfang an der hinteren voraus.

Etwas anders gestaltet sich die erste Entwicklung der Flossen bei Torpedo marmorata. Zwar setzen sich auch hier die Flossenanlagen zunächst aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermverdickung zusammen, aber es eilt hier die Brustflosse viel rascher der Bauchflosse voraus als bei Pristiurus. Bei Embryonen von 12 mm Länge (die Zahl der Urwirbel zu zählen, habe ich leider hier versäumt) lassen sich sowohl vordere als hintere Extremität schon erkennen. An der vorderen Extremität bildet das Ektoderm über einer, allerdings noch ziemlich beschränkten Stelle schon eine niedrige Falte, die nach vorn und hinten flach ausläuft und in eine einfache Ektodermverdickung übergeht. An der eben merkbaren Anlage der hinteren Extremität ist noch keine Falte, wohl aber eine Ektodermverdickung erkennbar. Diese steht aber mit der der vorderen Extremität eben so wenig wie bei Pristiurus in Zusammenhang. Auch von einem kontinuirlichen Mesodermwulst kann kaum gesprochen werden, obgleich nicht zu leugnen ist, dass die parietale Seitenplatte in der Strecke zwischen Brust- und Bauchflosse nicht mehr so deutlich einschichtig ist, wie bei Pristiurusembryonen des betreffenden Stadiums. — Bei Torpedoembryonen von 15 mm Länge, bei denen sich die Brustflossen schon als ansehnliche Platten vom Rumpfe abheben und an ihrem Rande eine breite Ektodermfalte

tragen, ist auch die hintere Extremität schon durch den Besitz einer solchen Falte ausgezeichnet. Obwohl nun aber die Ektodermfalte der Brustflosse sich nicht in die der Bauchflosse fortsetzt, so ist doch zwischen beiden eine Ektodermverdickung nachweisbar, die eine Verbindung der beiden Falten herstellt. Der Mesodermwulst ist jetzt überall ausgebildet und auch in jener Strecke, wo das Ektoderm nur verdickt, aber nicht zu einer Falte erhoben ist, mächtig entwickelt. — Bei Embryonen von 18 mm Länge steht die Brustflosse schon wagerecht vom Körper ab, die Ektodermfalte an ihrem Rande ist lang ausgezogen und lässt sich, obschon sie hinten niedriger wird, doch ohne Unterbrechung in die Ektodermfalte der Bauchflosse verfolgen. Es ist also jetzt eine kontinuirliche Ektodermfalte vorhanden, die hinter der Kiemenregion beginnt und bis hinter den After nach rückwärts zieht.

Diese Angaben stehen in schroffem Gegensatz zu den Angaben Balfour's und Dohrn's, den einzigen, die wir über die erste Entwicklung der Selachierflossen besitzen. Balfour giebt an und Dohrn bestätigt diese Angabe, »dass der erste Beginn der Extremitätenbildung in der Entstehung einer Hautfalte zu erkennen ist, welche dicht hinter dem Kiemenapparat beginnt und bis zum After fortschreitet. Diese Falte besteht anfänglich nur aus säulenartig neben einander gestellten Ektodermzellen«. An mehreren Stellen seiner Werke bezieht sich Balfour bei seiner Angabe in erster Linie auf Torpedo; in Beziehung auf die Squaliden scheint er selbst seiner Sache nicht ganz sicher gewesen zu sein. Aber auch auf Torpedo passt, wie aus dem Gesagten hervorgeht, seine Angabe nicht; denn auch hier ist die Ektodermfalte nicht von Anfang an kontinuirlich, noch stellt sie die erste Anlage der Extremitäten dar.

Es wurde bereits erwähnt, dass bei Pristiurusembryonen von 83 Urwirbeln die Hautmuskelplatten in den Mesodermwulst der Brustflossenanlage hineinzuwachsen beginnen. Einige Zeit später sprossen am ventralen Rande der Platten die von Balfour entdeckten Muskelknospen hervor. Der jüngste Embryo, an dem ich diese Knospen sehen konnte, hatte 94 Urwirbel; an dem nächst jüngeren Embryo, der mir zu Gebote stand, einem Embryo von 87 Urwirbeln, war davon noch nichts zu sehen. Jede Platte treibt, wie Dohrn richtig angiebt, zwei Knospen, eine vordere und eine hintere. Die Bildung der Knospen schreitet ganz regelmäßig von vorn nach hinten fort und es sind daher auch stets die vorderen Knospen weiter entwickelt als die hinteren. Aber nicht bloß in den Extremitätenan-

lagen bilden sich Muskelknospen aus, sondern, worauf Dohrn zuerst aufmerksam gemacht hat, auch in der ganzen Zwischenstrecke. Bei einem Embryo von 96—97 Urwirbeln reicht die Knospenbildung bis zum 20. oder 21. Segment, also schon ziemlich weit in die Strecke zwischen Brust- und Bauchflosse hinein; bei einem etwas älteren Embryo hört sie knapp am Vorderende der Bauchflosse auf, und bei einem Embryo von 18,5 mm Länge reichen die Knospen schon tief in die Bauchflosse hinein. Bei Pristiurus treiben nur die ersten drei oder vier Urwirbel keine Knospen.

In ganz ähnlicher Weise läuft die Knospenbildung bei Torpedo ab; auch hier schreitet sie ganz regelmäßig von vorn nach hinten fort, so dass immer die vorderen die älteren und zugleich weiter entwickelten sind.

Wie ich in Übereinstimmung mit Dohrn finde, stellen die Knospen bei Pristiurus Anfangs kleine Säckchen dar, die nach unten und außen in den Mesodermwulst hineinreichen und dabei der dorsalen Fläche des Extremitätenstummels näher liegen als der ventralen. Sie enthalten meistens ein kleines Lumen und ihre Wand besteht aus einem einschichtigen, niedrigen Cylinderepithel. Fig. 1 Taf. VII stellt einen Querschnitt durch die Brustflossenanlage eines Pristiurusembryo von etwa 94 Urwirbeln dar; natürlich kann man nur die eine der beiden Knospen des betreffenden Myotoms sehen (*mk*). In so frühen Stadien hat man zuweilen Mühe, die Knospen an Querschnittserien zu erkennen, während sie an Sagittalschnittserien sehr leicht zu sehen sind. Zwei Sagittalschnittbilder durch die ventralen Enden zweier Myotome mit ihren Knospen stellen die Figg. 2 und 3 dar; sie sind einer Serie durch einen Embryo von 96—97 Urwirbeln entnommen. Die erste der beiden Figuren zeigt uns ältere, die zweite jüngere, eben in Bildung begriffene Knospen. Ein gutes Gesammtbild der Knospen vermag die Fig. 4 zu geben, die nach einem Embryo von Torpedo ocellata von 12 mm Länge gezeichnet ist; das linke Ende der Figur entspricht etwa der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel der Brustflossenanlage; diese läuft nach hinten, wie aus der Zeichnung leicht zu entnehmen ist, flach aus. Bei Torpedo haben die Knospen mehr die Form von Platten, die von vorn nach hinten zusammengedrückt sind, als von Säckchen; auch erreichen sie eine viel bedeutendere Größe als bei Pristiurus.

Wie aus dem Folgenden noch hervorgehen wird, ist es von großer Wichtigkeit, die Zahl der Urwirbel zu bestimmen, die sich

am Aufbau der Flossen betheiligen. BALFOUR macht darüber keine Angaben, wie überhaupt seine Befunde äußerst dürftig sind. DOHRN, dessen Beobachtungen sehr viel weiter gehen, hebt mit Recht die Schwierigkeiten hervor, die sich einer genauen Zählung entgegenstellen; indessen glaubt er doch sagen zu können, dass sich für die Brustflosse die Zahl der Urwirbel annähernd auf 12—14, für die Bauchflosse auf 10—12 »berechnen« lasse. Ich weiß nicht, ob sich diese Angaben auf Pristiurus oder auf Scyllium canicula beziehen. Übrigens scheint DOHRN kein großes Gewicht auf solche Zählungen gelegt zu haben, zumal es für die von ihm vertretenen Ansichten ziemlich gleichgültig sein konnte, wie viele Urwirbel bei der Bildung der Flossen in Frage kommen.

Ich habe mir nun sehr viel Mühe gegeben, bei Pristiurus die Zahl genau festzustellen und habe zur Zählung nicht bloß Schnittserien, sondern auch ganze Flossen verwendet, die gefärbt, in Nelkenöl aufgehellt und in Dammarlack eingeschlossen waren. In allen Fällen nun, in denen die Zählung mit einiger Sicherheit auszuführen war, habe ich die Urwirbelzahl sowohl mit Rücksicht auf die Brustflosse, wie auf die Bauchflosse auf mindestens 10 und höchstens 11 feststellen können. Wenn man die Schwierigkeiten der Zählung bedenkt, so wird man die größere Zahl wohl als die richtigere ansehen dürfen. Demnach würden sich sowohl an dem Aufbau der Brustflosse, wie der Bauchflosse 11 Urwirbel betheiligen. Damit stimmt auch die Zahl der gefundenen Knospen überein; allerdings ist es mir nie gelungen, genau 22 Knospen zu zählen, wohl aber habe ich wiederholt 20 und 21 Knospen zählen können. Mit Rücksicht auf die Bauchflosse verweise ich auf Fig. 6, welche die Knospen dieser Flosse von einem 18,5 mm langen Embryo zeigt. Sehr eigenthümlich ist dabei die Anordnung und Verlaufsrichtung der Knospen; es liegen nur verhältnismäßig wenig Knospen direkt unter den Myotomen, denen sie angehören; die meisten sind entweder vor oder hinter ihren Myotomen gelegen. Es konvergiren also die Myotome gegen die Basis der Flosse. Dies gilt auch für die Anlage der Brustflosse. Fig. 5 stellt das distale Ende der Brustflosse und einige dahinter gelegene Myotome desselben Embryo, dem die Fig. 6 entnommen ist, dar. Obwohl hier die Knospen schon abgelöst sind, kann man doch noch deutlich erkennen, dass die hintersten Knospen schief nach vorn und unten gerichtet sind. Hinter der Brustflossenanlage sieht man einige Knospen der Zwischenstrecke, auf deren Beschreibung ich nunmehr mit ein paar Worten eingehen will.

Dohrn hat gefunden, dass diese Knospen später zu Grunde gehen und hat sie daher als Abortivknospen bezeichnet. Diese Gebilde haben oft sehr sonderbare Formen; an einem Embryo, der sie besonders deutlich erkennen ließ, hingen sie zumeist mittels eines langen, dünnen Stieles mit den ventralen Rändern der Myotome zusammen; dabei hatten sie unregelmäßige Formen, zackige, rauhe Ränder, waren zum Theil hakenförmig umgebogen und bald nach vorn, bald nach hinten gerichtet. Oft genug lagen sie aber auch direkt unter den Myotomen, denen sie zugehörten. Zuweilen kam es vor, dass die eine Knospe eines Myotoms nach vorn, die andere nach hinten gerichtet war; einmal ging vom ventralen Rande eines Myotoms ein einfacher, stielartiger Fortsatz aus, der sich in zwei Äste, eben die beiden Knospen, theilte. Diese Vielgestaltigkeit lässt schließen, dass wir es hier mit rudimentären Organen zu thun haben, und dies wird durch ihr endliches Schicksal bestätigt. Ich kann darüber nicht mehr berichten, als Dohrn: sie gehen zu Grunde. Alles lässt darauf schließen, dass dies sehr rasch geschieht; an einem Embryo, bei dem eben die Spritzlochkieme hervorzusprossen begann und am hinteren Rande des letzten Kiemenbogens 3 oder 4 kurze Fäden bemerkbar waren, konnte ich sie noch ohne Mühe finden; schwieriger war dies schon bei einem nur wenig älteren Embryo, der am letzten Kiemenbogen etwa 7 kurze Fäden trug; und bei noch älteren Embryonen waren sie verschwunden.

Noch schwieriger als bei Pristiurus ist es bei Torpedo, die Zahl der Urwirbel, die sich am Aufbau der Flossen betheiligen, und damit zugleich die Zahl der Knospen genau festzustellen. Nach vieler Mühe bin ich zu folgenden Resultaten gelangt.

Bei einem Embryo von Torpedo marmorata von 12 mm Länge fand ich die erste Knospe im fünften Segment; die vier ersten Myotome bildeten also keine Knospen. Die Knospenbildung erstreckt sich über ungefähr 19 Segmente; von da an reichten die Myotome noch nicht in den Mesodermwulst hinein und es fehlten daher auch die Bedingungen zur Bildung von Knospen. Daher waren auch in der noch ganz kleinen Anlage der Bauchflosse noch keine Knospen vorhanden und diese bestand nur aus einem Mesodermwulst und einer Ektodermfalte. Die Verhältnisse lagen also bei diesem Embryo ähnlich, wie bei dem Embryo von Torpedo ocellata, dem die Fig. 4 entnommen ist.

Bei einem Embryo von Torpedo marmorata von 15 mm Länge fand ich wieder in den ersten vier Myotomen keine Knospen; dann

zählte ich im Bereich der Brustflosse 26, im Bereich der Bauchflosse 10 Myotome mit Knospen; das würde also 52 Knospen für die Brustflosse, 20 für die Bauchflosse ergeben. — Von einem anderen Embryo von Torpedo marmorata von derselben Länge habe ich notirt, dass sicher in den ersten drei, wahrscheinlich auch noch im vierten Segment die Knospen fehlten. Im 29. Segment waren sicher noch Knospen vorhanden, die zur Brustflosse gehörten; rechnet man davon die ersten vier Myotome, die keine Knospen hatten, ab, so bekommt man 25 Segmente mit Knospen für die Brustflosse. Ich muss aber bemerken, dass diese Zahl wahrscheinlich etwas zu niedrig gegriffen ist; die Zählung wurde an einer Horizontalschnittserie ausgeführt und ich bin nicht sicher, ob mit dem 29. Segment die Knospenbildung für die Brustflosse ihr Ende hatte.

Bei einem Embryo von Torpedo marmorata von 18 mm Länge fand ich im 41. Segmente, das in derselben Querschnittsebene wie die Kloake gelegen ist, noch Muskelknospen.

An einem Embryo von Torpedo ocellata von 17 mm Länge habe ich an einem Sagittalschnitt durch die Bauchflosse 26 Knospen gezählt.

Aus dem Mitgetheilten kann man allerdings ganz sichere Schlüsse auf die Zahl der Myotome, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen, nicht ziehen. Indessen wird man kaum sehr weit fehlgehen, wenn man diese Zahl für die Brustflosse von Torpedo marmorata auf ungefähr 26, für die Bauchflosse auf etwa 10 veranschlagt; das würde also 52 Knospen für die Brustflosse, 20 für die Bauchflosse ergeben. Auffallend ist immerhin die große Knospenzahl in der Bauchflosse des zuletzt erwähnten Embryo von Torpedo ocellata und es wäre sehr wünschenswerth, wenn bei späteren Untersuchungen auf diese Verhältnisse genau geachtet würde.

Wir sehen also, dass sich bei Torpedo an der Bildung der Bauchflossen ungefähr eben so viel Myotome betheiligen, wie bei Pristiurus, dass dagegen an der Bildung der Brustflossen mehr als doppelt so viel Myotome betheiligt sind.

Über die weiteren Schicksale der Knospen bemerkt Dohrn kurz: »Die Knospen verlängern sich allmählich und schnüren sich von den zugehörigen Myotomen ab«; weiter heißt es, dass die Knospen, »nachdem sie sich von den Myotomen abgeschnürt haben, sich wieder verlängern, dann theilen und auf diese Weise je eine dorsale und ventrale sekundäre Knospe bilden«. Diese Darstellung ist im Allgemeinen richtig und meine Beobachtungen gehen auch in diesem Punkte

nur im Detail über diejenigen DOHRN's hinaus. Ich habe den Process der Ablösung und Theilung der Knospen hauptsächlich an Torpedo untersucht, wo derselbe, wie mir scheint, besser zu verfolgen ist, als bei Pristiurus. Die Bilder, die man an Querschnittserien erhält, erschienen mir Anfangs so komplicirt, dass ich es für zweckmäßig hielt, Plattenmodelle anzufertigen; allerdings wollte dies nur zum Theil gelingen, was wohl darin den Grund hatte, dass die Knospen sehr schmal sind und sich zuweilen schräg hinter und neben einander schieben, so dass man oft Theile von zwei oder mehr Knospen auf einen Schnitt bekommt. Indessen unterstützen die Modelle doch sehr wesentlich das Verständnis der Bilder. Von den sechs Skizzen der Fig. 7 sind die ersten vier nach Plattenmodellen angefertigt, die letzten zwei durch Kombination von Bleistiftskizzen gewonnen. Sie sind alle der Brustflosse eines Embryo von Torpedo marmorata von 15 mm Länge, und zwar der hinteren Hälfte derselben entnommen. Wie erwähnt, producirt jedes Myotom eine vordere und eine hintere Knospe; ich habe nun stets die vordere Knospe zur Skizze verwendet. Die hintere sieht während der Ablösung etwas anders aus, doch läuft der Process der Hauptsache nach in derselben Weise ab, wie bei der vorderen Knospe. Die Skizze 7 *a* stellt eine Knospe vom hinteren Ende der Brustflosse dar; sie hat die Form einer breiten, dünnen Platte und zeigt an ihrer vorderen Fläche eine grubenförmige Vertiefung (*g*). Eine eben solche Grube sieht man an der hinteren Knospe desselben Myotoms, und hier macht es den Eindruck, als ob sie durch den andrängenden Ast eines Spinalnervs verursacht wäre. Der untere Rand der Platte läuft schräg von innen und oben nach außen und unten und zeigt nur in der Mitte eine eben merkbare Einbuchtung. Die zweite Skizze *b* ist einem weiter vorn gelegenen Segment entnommen. Die Grube ist zu einem ovalen Fenster geworden, das die Platte schief von vorn und oben nach hinten und unten durchbohrt. Im Übrigen bietet die Knospe gegen früher keine wesentlichen Unterschiede dar. Die Skizze *c* zeigt eine noch weiter entwickelte Knospe; die Einbuchtung des unteren Randes ist viel tiefer geworden und die mediale Ecke dieses Randes liegt in direkter Verlängerung des Myotoms. Das Fenster der Platte ist größer und die Wurzel derselben in eine obere schmälere und eine untere breitere Spange getheilt. Die Skizze *d* zeigt im Wesentlichen die gleichen Verhältnisse, nur ist die mediale Ecke (*e*) des unteren Randes tiefer gerückt, das Fenster in der Platte größer geworden und die beiden Spangen, die dasselbe oben und unten begrenzen,

schmäler. Die nächste Skizze *e* zeigt das Fenster dorsalwärts durchgebrochen und die obere Spange in Folge dessen vom Myotom losgelöst. Die untere Spange, die mit dem Myotom noch zusammenhängt, ist dünner geworden und mehr in die Länge gewachsen. Gleichzeitig ist die mediale, in der Verlängerung des Myotoms gelegene Ecke (*e*) tiefer gerückt. Die letzte Skizze *f* zeigt die vollständige Ablösung der Knospe. Das Myotom ist weiter nach unten gewachsen, zeigt aber an seiner lateralen Fläche noch die Stelle, von der sich die ventrale Spange abgelöst hat. Die Knospe hat auf dem Querschnitt die Form einer Sichel, an der wir eine dorsale und eine ventrale Spange und ein breites, dieselben verbindendes Mittelstück unterscheiden können. Diese Form behält die Knospe durch lange Zeit bei. Die Spangen strecken sich immer mehr in die Länge und wachsen zu dünnen, schmalen Strängen aus, bleiben aber durch geraume Zeit an ihren lateralen Enden mit einander in Verbindung. Allmählich verschmälert sich aber das Mittelstück immer mehr, vielleicht wird es auch beim Längenwachsthum der beiden Spangen verbraucht und schließlich erfolgt hier eine vollständige Trennung der Spangen. So hat sich die Knospe in eine dorsale und ventrale Hälfte getheilt. Die dorsale Tochterknospe reicht etwas weiter nach außen als die ventrale, und beide rücken allmählich gegen die obere, bezw. untere Fläche des Extremitätenstummels.

Eine Wiedergabe der zahlreichen und mannigfaltigen Querschnittsbilder, die man von der allmählichen Ausbildung und Ablösung der Muskelknospen erhält, habe ich unterlassen, weil sie doch zum Verständnis des Processes kaum wesentlich beitragen würden. Ich habe nur in Fig. 8 ein Querschnittsbild gegeben, das dem Stadium der Skizze 7 *d* entspricht. Man sicht an der Basis des Extremitätenstummels das ventrale Ende eines Myotoms, das bei *ek* endigt, und sicht ferner bei *mk* die Muskelknospe, die mittels der dorsalen Spange mit dem Myotom zusammenhängt. Von der ventralen Spange ist auf diesem Schnitt nichts zu sehen; sie wird erst auf dem nächstfolgenden sichtbar. Der Einschnitt unterhalb der dorsalen Spange zwischen *ek* und *mk* entspricht dem Fenster, das die Wurzel der Knospe durchbohrt. Solche Bilder können leicht zu irrigen Auffassungen über die Bildung und Ablösung der Knospen führen, und es erfordert ein sorgfältiges Studium der ganzen Schnittserien, um sich über die thatsächlichen Verhältnisse Klarheit zu verschaffen.

Bei Pristiurus lösen sich die Knospen verhältnismäßig rascher von den Myotomen ab, und vielleicht dürfte damit in Zusammenhang

zu bringen sein, dass die Umbildungen, welche sie erfahren, sich etwas anders gestalten als bei Torpedo. Es scheint nämlich, dass die Knospen bei Pristiurus erst nach ihrer Ablösung Sichelform annehmen, dass dann die beiden Enden der Sichel zu langen Spangen auswachsen und dass also zu keiner Zeit die Knospen eine Durchlöcherung zeigen. Die weiteren Umbildungen sind aber bei Pristiurus dieselben wie bei Torpedo. Auch hier trennen sich schließlich die beiden Spangen von einander und legen sich der dorsalen bezw. ventralen Oberfläche des Extremitätenstummels ziemlich dicht an. Wie bei Torpedo hängen auch bei Pristiurus die Knospen an ihren äußeren Enden längere Zeit zusammen, und endlich besteht auch in so fern eine Übereinstimmung, als die dorsalen Knospen weiter lateralwärts reichen als die ventralen.

Über die nächstfolgenden Veränderungen der Muskelknospen liegen in der Litteratur keine Angaben vor. Balfour bemerkt nur, dass die Muskelknospen bald nach ihrer Ablösung undeutlich werden und ihre ursprüngliche Selbständigkeit aufgeben; er meint indessen, dass es »kaum zu bezweifeln sei, dass sie das Gewebe für die Muskeln der Gliedmaßen liefern«. Auch bei Dohrn finde ich nur die Bemerkung, dass die Umwandlung der Zellen der Muskelknospen erst erfolge, »wenn alle einzelnen Knospen an ihrer definitiven Stelle angekommen sind«.

Wie erwähnt, wachsen die Knospen bald nach ihrer Trennung zu langen, dünnen Strängen aus. Diese Stränge liegen Anfangs nahezu parallel neben einander, so dass eine Linie, welche die medialen Enden derselben verbindet, ungefähr dieselbe Länge hat wie eine Verbindungslinie ihrer lateralen Enden. Es gilt dies in gleicher Weise für die Brustflosse wie für die Bauchflosse, und eben so für Pristiurus wie für Torpedo. Bald aber ändert sich dieses Verhältnis. Diese Änderung der Verlaufsrichtung der Knospen betrifft in weit höherem Grade die Brustflosse als die Bauchflosse. Bei einem Pristiurusembryo von 20 mm Länge liegen die Knospen der Brustflosse noch fast ganz parallel neben einander und zeigen nur in so fern gegen früher eine Differenz ihrer Richtung, als sie nicht mehr direkt nach außen, sondern schief von vorn und innen nach hinten und außen ziehen. Aber schon bei einem Embryo von 22 mm und noch mehr bei einem solchen von 22,5 mm Länge divergiren sie in auffallender Weise an ihren freien Enden, während sie mit ihren basalen Enden an der Wurzel der Flosse enger an einander treten. Sie zeigen eine ähnliche Anordnung, wie sie an Fig. 9 von

einem etwas älteren Acanthiasembryo zu sehen ist. Bei noch älteren Embryonen treten sie an ihren basalen Enden noch näher an einander und zeigen also gegen den freien Rand der Flosse eine noch stärkere Divergenz. Es haben sich also die dorsalen und ventralen Knospen zu zwei über einander liegenden Fächern geordnet; den dorsalen Fächer wollen wir als Fächer der Streckknospen, den ventralen als Fächer der Beugeknospen bezeichnen.

Ähnlich verhalten sich die Knospen der Bauchflosse, nur treten sie an der Basis der Flosse nicht so nahe an einander und die Fächerbildung erfolgt später als bei der Brustflosse. So sehe ich noch bei einem Pristiurusembryo von 23—24 mm Länge die Knospen noch fast ganz parallel neben einander liegen, und erst bei einem Embryo von 28 mm Länge bilden sie einen deutlichen Fächer. Die Bauchflosse bewahrt also die ursprünglichen Verhältnisse länger und reiner als die Brustflosse.

Das von Pristiurus Gesagte gilt in wesentlich derselben Weise auch von Torpedo. Bei einem Embryo von Torpedo ocellata von 16,5 mm Länge konvergiren die Knospen der Brustflosse nur ganz unmerklich gegen die Wurzel der Flosse, während sie bei einem Embryo von 21 mm Länge (Fig. 11) schon einen deutlichen Fächer bilden.

Diese Umordnung der Knospen geht Hand in Hand mit der allmählichen Ablösung der Flossen vom Rumpfe und, da diese bei der Brustflosse viel weiter geht als bei der Bauchflosse, erklärt sich auch die stärkere Konvergenz ihrer Knospen. Auch dies gilt in gleicher Weise für Pristiurus wie für Torpedo; denn wenn sich auch hier beim erwachsenen Thier und bei älteren Embryonen die Brustflossen mit sehr langer Basis am Rumpf und selbst noch am Kopf befestigen, so sitzen sie doch in jüngeren Stadien dem Rumpf mit tief eingeschnürter Basis auf (vgl. Fig. 11). Bei den Squaliden erfolgt die Einschnürung der Extremitätenbasis von hinten nach vorn. Den Beginn dieses Processes kann man schon an der in Fig. 9 abgebildeten Brustflosse eines Acanthiasembryo erkennen. —

Wir wollen nun auf einen Augenblick die Knospen verlassen und den übrigen Bestandtheilen der Flossen unsere Aufmerksamkeit schenken.

Was zunächst die Ektodermfalte des Flossenrandes betrifft, so erreicht sie namentlich an der Brustflosse von Torpedo eine ganz außerordentliche Breite (vgl. Fig. 12 und 13). Sie umzieht als ein platter Saum den ganzen freien Rand der Flosse, ist aber nicht

überall von gleicher Breite. Am besten kann man dies aus Fig. 11 ersehen, wo die beiden Randlinien (*ef*) die Breite der Ektodermfalte anzeigen.

Das Mesoderm, das die Grundlage der Flosse bildet und das, wie wir gesehen haben, aus der visceralen Seitenplatte hervorgegangen ist, hat in demselben Maße, als die Flosse gewachsen ist, an Mächtigkeit gewonnen. Anfangs ist es an der Wurzel der Flosse am lockersten gewebt und verdichtet sich mehr und mehr gegen den freien Rand. Allmählich gewinnt es aber auch an der Basis der Flosse eine größere Konsistenz und füllt dann als eine ziemlich dichte Bindegewebsmasse den ganzen zwischen dorsalem und ventralem Knospenfächer gelegenen Raum aus. Die weiteren Veränderungen dieser Gewebsmasse wollen wir zunächst an Sagittalschnitten durch die Brustflosse von Torpedo ocellata untersuchen. Fig. 12 stellt einen Theil eines solchen Schnittes von einem Embryo von 17 mm Länge dar. Die Form der Flosse bringt es mit sich, dass man Theile aus verschiedener Tiefe auf einem und demselben Schnitt zu sehen bekommt. Ich habe aber gerade aus diesem Grunde Schnitte durch Torpedoembryonen zu den Zeichnungen verwendet, weil ich sonst eine viel größere Zahl von Bildern hätte geben müssen; die Figur zeigt also, je weiter nach rechts, um so mehr peripherisch gelegene Theile der Flosse. Unter dem Ektoderm sieht man, von diesem nur durch eine dünne Lage von Mesodermzellen getrennt, zunächst eine Reihe von Muskelknospen (*dmk* und *vmk*). In der Mitte der Flosse, ungefähr gleich weit von der dorsalen wie von der ventralen Fläche entfernt, sieht man eine sehr derbe Bindegewebsmasse, die gegen die Basis der Flosse (nach links zu) ziemlich scharf abgegrenzt ist, gegen den Rand (nach rechts) aber bis zur Ektodermfalte hinzieht. Dieses, den Raum zwischen dorsalem und ventralem Knospenfächer füllende Gewebe zeigt keine Andeutung einer weiteren Differenzirung. Anders ist es schon bei einem etwas älteren Embryo. Das nächste Bild (Fig. 13) zeigt uns einen Sagittalschnitt durch die hintere Hälfte der Brustflosse eines Embryo von Torpedo ocellata von 21 mm Länge; links sind wieder mehr centralwärts, rechts mehr peripheriewärts gelegene Theile der Flosse getroffen. Die Muskelknospen haben sich in den mehr centralen und mittleren Partien schon zu Muskeln umgewandelt, wovon später noch die Rede sein wird. In den tiefst gelegenen Theilen (bei *bp*) hat die centrale Mesodermmasse schon den Charakter von embryonalem Knorpel oder wenigstens eines Gewebes angenommen, das mehr

einem Knorpelgewebe als gewöhnlichem embryonalen Bindegewebe gleicht. Dann folgt eine Strecke, in der sich die centrale Mesodermmasse in einzelne scharf von einander gesonderte Stränge von rundlichem Querschnitt getheilt hat, und endlich noch weiter nach außen treffen wir dieselbe indifferente Gewebsmasse, die wir schon von früher her kennen. Wie eine genaue Durchmusterung der Serie lehrt, sind die rundlichen Zellmassen im mittleren Theile des Bildes nichts Anderes als die Querschnitte der Anlagen der Flossenstrahlen. Dies geht auch aus den Schnitten, die ich von einem etwas älteren Torpedoembryo, einem Embryo von 24 mm Länge, besitze, ganz unzweifelhaft hervor. Aus Fig. 13 kann man ersehen, dass jeder Strahl in der Mitte zwischen einer dorsalen und ventralen Knospe entsteht.

Der Knorpel an der Basis der Flosse ist ungegliedert und stellt einen langgestreckten Stab dar, der lateralwärts, wie auch aus Fig. 13 zu entnehmen ist, in kontinuirlichem Zusammenhang mit den Anlagen der Flossenstrahlen steht. Diesen Stab an der Basis der Flosse hat BALFOUR als Basipterygium bezeichnet und wir können also sagen: die Anlage des Flossenskelettes besteht bei Torpedoembryonen von 21 und 24 mm Länge aus dem in der Wurzel der Flosse gelegenen Basipterygium und den, diesem lateral ansitzenden Radien.

Ganz dasselbe lehren auch Schnittserien durch Pristiurusembryonen; auch hier findet sich Anfangs zwischen dem dorsalen und ventralen Fächer der Muskelknospen eine einheitliche, nicht weiter differenzirte Masse derben embryonalen Bindegewebes; sowie aber die Muskelknospen sich in Muskeln umzuwandeln beginnen, gliedert sich diese centrale Bindegewebsmasse in einen an der Basis der Flosse verlaufenden, knorpelähnlichen Stab, das Basipterygium, und die davon ausgehenden Radien. Auch hier entwickeln sich die Radien stets zwischen je einer Streck- und einer Beugeknospe. Der jüngste Pristiurusembryo, der diese Anlage der Radien erkennen ließ, hatte 27 mm Länge; bei einem Embryo von 24 mm Länge konnte ich noch nichts davon sehen.

Ich muss jetzt noch Einiges über die weiteren Umbildungen der Muskelknospen nachholen. Wie erwähnt, stellen dieselben Anfangs epitheliale Stränge dar, die, je länger sie werden, um so deutlicher an ihren freien Enden kleine birnförmige Anschwellungen zeigen (vgl. Fig. 9 und 11). Diese enthalten meistens ein kleines Lumen (Fig. 12 und 13 rechts, und besitzen durch längere Zeit einen gegen die

centrale Mesodermmasse gerichteten Fortsatz. Dieser Fortsatz stellt einen Rest des ursprünglichen Verbindungsstranges der Streck- und Beugeknospen dar. Bei jüngeren Embryonen kann man auch in der That noch eine kontinuirliche Verbindung der zusammengehörigen Streck- und Beugeknospen sehen. An den lateralen Anschwellungen bewahren die Muskelknospen am längsten ihren ursprünglichen epithelialen Charakter. In einiger Entfernung davon, also gegen die Basis der Flosse, beginnen sich zur Zeit, wo die centrale Mesodermmasse sich in der oben angegebenen Weise zu gliedern beginnt, die Epithelzellen der Knospen in Muskelzellen umzuwandeln. Diese Umwandlung erfolgt zuerst an der den Radien und dem Basipterygium zugewendeten Seite der Knospen, wobei diese sich zugleich etwas verbreitern (vgl. Fig. 11). Obwohl ich es nicht für unwahrscheinlich halte, dass auch die äußeren Theile der Knospen sich in Muskelfasern umwandeln, kann ich doch nicht die Möglichkeit ausschließen, dass sie sich später im Bindegewebe auflösen. Jedenfalls müsste ihre Umbildung in Muskelfasern sehr viel später erfolgen, als die der tiefer gelegenen Theile.

An mehreren Embryonen von Pristiurus und eben so an einem Acanthiasembryo konnte ich mich überzeugen, dass die Hornfasern der Squalidenflossen mesodermale Bildungen sind. Sie entstehen dicht unter der Epidermis der Flossen, aus der oberflächlichsten Schicht der Cutiszellen. Dass sie nicht dem Ektoderm den Ursprung verdanken, geht daraus hervor, dass das Ektoderm sich ganz gewöhnlich bei der Härtung vom Mesoderm abhebt und dass doch dadurch die Fasern keine Störung ihrer Anordnung und ihres Verlaufes erleiden. An Querschnitten sieht man der oberflächlichsten Lage der Cutis eine dünne, glashell durchsichtige Schicht aufliegen, die sich, jeder einzelnen Hornfaser entsprechend, in Form eines kleinen Höckerchens emporhebt. Ich habe in Fig. 10, welche einen Theil einer Acanthiasflosse bei stärkerer Vergrößerung zeigt, die Hornfasern (*hf*) gezeichnet. Von einem Theil der Flosse habe ich das Ektoderm abgezogen und man sieht nun der Cutis die Hornfasern aufliegen und sich, ohne eine Änderung in ihrem Verlauf zu erfahren, unter den noch zurückgebliebenen Rest des Ektoderms (*e*) hineinerstrecken. Würden sie von den basalen Enden der Epidermiszellen aus entstanden sein, so müssten sie doch wohl durch den Eingriff abgerissen oder wenigstens aus ihrer Lage gebracht worden sein.

Was die Nerven der Flossen betrifft, so stammen dieselben von

den ventralen Ästen eben so vieler Spinalnerven, als sich Urwirbel an der Bildung der Flossen betheiligen. Sie treten stets zwischen zwei Myotomen in die Flosse ein, verlaufen dann eine Strecke weit ungetheilt nach außen, um sich schließlich in je einen Ast für die Streckknospen und einen für die Beugeknospen zu spalten. Es sind also Anfangs nur halb so viel Nerven als Knospen vorhanden (Fig. 12); später aber sieht man in der Nachbarschaft jeder Knospe einen Nerv (Fig. 13) und es muss sich also jeder Streck- und Beugenerv abermals getheilt haben.

Die weiteren Umbildungen des Flossenskelettes über das zuletzt geschilderte Stadium hinaus habe ich nicht genauer untersucht. Ich habe mich aber an Präparaten von Acanthiasembryonen überzeugt, dass zuerst das Basipterygium in echten Knorpel umgewandelt wird und dann erst die Radien. Ferner habe ich gesehen, dass das Basipterygium der Brustflosse schon bei Embryonen von 42 mm Länge aus zwei Stücken zusammengesetzt ist. Ich halte es für wahrscheinlich, dass nicht das Basalstück des Metapterygiums allein, wie BALFOUR angiebt, sondern alle drei Basalstücke aus dem Basipterygium hervorgehen. Im Hauptresultat stimme ich aber mit BALFOUR überein; dieses fasst er in die Worte zusammen: »During the first stage of its development the skeleton of both fins may thus be described as consisting of a longitudinal bar running along the base of the fin, and giving off at right angles series of rays, which pass into the fin.«

Meine Beobachtungen über die ersten Stadien der Entwicklung des Flossenskelettes stimmen mit den Angaben DOHRN's in mehreren wichtigen Punkten überein. Namentlich möchte ich hervorheben, dass schon DOHRN gefunden hat, dass »sich die ersten Spuren der Verknorpelung an der Basis der Flossen zeigen«, und dass »sich zwischen je zwei Muskelportionen ein Knorpelstrahl gegen die äußere Peripherie der Flosse« vorschiebt. Wenn er indessen schreibt, dass die Strahlen »an ihrer Basis so nahe an einander liegen, dass sie wie ein einziger Knorpel erscheinen, von dem aus die Strahlen distalwärts auszuwachsen scheinen«, so ist dies in so fern nicht richtig, als an der Flossenbasis in der That schon zur Zeit der ersten Differenzirung des Skelettes ein einheitlicher Knorpel existirt, der am lateralen Rand mit den Anlagen der Strahlen kontinuirlich zusammenhängt.

Die mitgetheilten Beobachtungen haben mich veranlasst, an den Skeletten erwachsener Thiere die Flossenstrahlen zu zählen. Ich

fand nun an beiden Brustflossen und eben so an den Bauchflossen eines erwachsenen Pristiurus 22 Strahlen; an einem zweiten Skelet zählte ich an den Brustflossen 21 Strahlen, wobei es aber nicht auszuschließen war, dass der erste aus zweien verschmolzen war; hinsichtlich der Bauchflossen konnte ich nicht sicher entscheiden, ob 21 oder 22 Strahlen vorhanden waren. Die gefundenen Zahlen stimmen mit den Zahlen der ungetheilten Muskelknospen gut überein; nach der oben gegebenen Darstellung der Entwicklung des Flossenskelets war dies auch kaum anders zu erwarten.

An der Brustflosse eines Acanthiasembryo habe ich (Fig. 9) 21 Muskelknospen gezählt; an den Brustflossen eines erwachsenen Thieres zählte ich nun beiderseits gleichfalls 21 Flossenstrahlen, also genau so viel, als beim Embryo Muskelknospen vorhanden waren.

Bei Torpedo marmorata dürfte, wie früher aus einander gesetzt wurde, die Zahl der Knospen, die sich an der Bildung der Brustflossen betheiligen, 52, und die Zahl der für die Bauchflossen bestimmten Knospen 20 betragen. An der Brustflosse eines kleinen, nur 16 cm langen Exemplars meiner Sammlung habe ich nun in der That ungefähr 52 Strahlen zählen können; jedenfalls sind mehr als 50, sicher aber nicht mehr als 54 Strahlen vorhanden. An der Bauchflosse desselben Thieres (eines Männchens) habe ich 16 gewöhnliche und einen großen Radius (das Pterygopodium) gezählt, der allem Anscheine nach aus drei oder vier Radien verschmolzen war. An einem trocken aufbewahrten Skelet eines 27 cm langen Exemplars aus dem Wiener Hofmuseum, an dem jedoch wegen der Art der Aufbewahrung die Zählung nicht ganz sicher auszuführen war, glaubte ich an der Brustflosse 54, an der Bauchflosse 18 Strahlen zählen zu können. Bekanntlich sind bei Torpedo alle Strahlen der Brust- und Bauchflosse gegen den freien Rand der Flossen gespalten.

Aus den angeführten Thatsachen geht wohl zur Genüge hervor, dass die Zahl der Flossenstrahlen keineswegs von so nebensächlicher Bedeutung ist, wie bisher allgemein angenommen wurde. Denn es hat sich ergeben, dass die Zahl der Strahlen gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen. Dieser Satz gilt in gleicher Weise für die Squaliden, wie für die Rajiden. Man ist also im Stande, aus der Zahl der Strahlen einen Schluss auf die Zahl der Urwirbel zu ziehen, die sich an der Bildung der Flossen betheiligt haben. Dass die Zahl der Strahlen nicht immer eine gerade ist, also nicht immer genau das Doppelte der Urwirbelzahl beträgt, wird uns

kaum Wunder nehmen können, wenn wir bedenken, dass bei den Squaliden zwischen den Anlagen der Brust- und der Bauchflosse zahlreiche Abortivknospen vorkommen und dass daher auch die Möglichkeit nahe liegt, dass auch in den Extremitätenanlagen nicht immer alle Knospen sich weiterbilden, sondern vielleicht die eine oder andere, am proximalen oder distalen Ende der Flosse liegende zu Grunde geht. In solchen Fällen wird natürlich die Hälfte der nächst höheren geraden Zahl die Zahl der Urwirbel angeben, die sich an dem Aufbau der Flosse betheiligt haben. Andererseits kann es vorkommen, dass einzelne Strahlen mit einander verschmelzen und ihre ursprüngliche Zahl sich dadurch verringert; dies geschieht sehr viel häufiger an der Basis als in der ganzen Länge der Strahlen und es ist in den meisten Fällen nicht sehr schwer, zu entscheiden, wie viele Strahlen zu einem größeren Stück mit einander verschmolzen sind.

Es war mir nun interessant, zu erfahren, wie sich bei den einzelnen Familien und Arten der Selachier die Flossen in Beziehung auf die Zahl der Strahlen verhalten. Ich habe zu diesem Zweck außer den Skeletten meiner Sammlung eine Reihe von Skeletten des Wiener Hofmuseums und des Berliner zoologischen Instituts untersucht und will die Zählungsergebnisse in Kürze angeben. Die Skelette der Wiener, Berliner und Prager Sammlung sind durch die Bezeichnungen *WS*, *BS* und *PS* unterschieden. Die Ergebnisse sind folgende:

1) Chimaera monstrosa (*PS.*): Rechte Brustflosse 27, linke 28 Strahlen, möglicherweise Verschmelzung einiger Strahlen im Bereiche des Propterygiums; rechte Bauchflosse 14, linke 13 oder 14 Strahlen und überdies das Pterygopodium.

2) Chimaera monstrosa (*BS*): Brustflossen 25—26, Bauchflossen 13—14 Strahlen. Die rechte Brustflosse zeigt in Betreff der Verschmelzung einzelner Knorpelstücke etwas andere Verhältnisse als die linke.

3) Heptanchus cinereus (*PS*): rechte Brustflosse 26, linke 27 Strahlen; Bauchflosse 24 Strahlen.

4) Heptanchus cinereus (*PS*): rechte Brustflosse 25 Strahlen.

5) Cestracion galeatus Günther (*WS*): an der Brustflosse hat aller Wahrscheinlichkeit nach eine Verschmelzung einzelner Radien, namentlich an der Basis stattgefunden: das Skelet bietet aber auch abgesehen davon dem Verständnisse Schwierigkeiten. An der Basis zähle ich 15, am Rande etwa 26 Knorpel. Vielleicht hat eine Ver-

schmelzung einzelner Radien an der Basis, eine Theilung anderer an der Peripherie stattgefunden. An der Bauchflosse hat jedenfalls eine Verschmelzung der ersten zwei (links) oder drei (rechts) Radien stattgefunden; unter dieser Voraussetzung sind 18 Radien zu zählen.

6) Crossorhinus barbatus Gmelin (*WS*): Brustflosse 20, Bauchflosse 22 Strahlen.

7) Scyllium stellare (*PS*): Brustflossen 15 Radien, wobei wahrscheinlich eine Verschmelzung einzelner Radien im Bereich des Propterygiums in Frage kommt, so dass wahrscheinlich 17—18 Radien als ursprünglich vorhanden angenommen werden müssen; Bauchflossen 15—16 Radien und Pterygopodium.

8) Scyllium stellare (*PS*): Brustflossen 14 Strahlen, im Übrigen gilt von ihnen dasselbe wie vom vorigen Exemplar.

9) Scyllium canicula (*BS*): Brustflossen 15—16, Bauchflossen 16—18 Strahlen.

10) Mustelus vulgaris (*PS*): Brustflossen 19—20, Bauchflossen 21 Radien.

11) Squatina angelus (*PS*): Brustflossen 52, Bauchflossen 33 Radien und Pterygopodium.

12) Squatina angelus (*BS*): Brustflossen 48—50, Bauchflossen ca. 33—35 Strahlen.

13) Raja clavata (*PS*, kleines Exemplar): Brustflossen ungefähr 75 getheilte Strahlen, Bauchflossen 20 ungetheilte Strahlen.

14) Raja eglanteria Lac. (*WS*): Brustflossen ca. 92 Strahlen, alle getheilt; Bauchflossen 22, wie es scheint, ungetheilte Strahlen.

15) Trygon sephen Forsk. (*WS*): Brustflossen 118—124 Strahlen, jeder getheilt; an den hintersten (ob auch an den mittleren und vorderen, war nicht zu konstatiren) theilt sich jeder Strahl wieder in zwei, ja bei einigen jeder Theilstrahl abermals in zwei, so dass jeder primäre Strahl nach der Peripherie in acht Theilstrahlen ausläuft. Bauchflossen ca. 32 (vielleicht 34) Strahlen; wenn nicht alle, so doch die meisten gegen den Flossenrand getheilt.

Mit diesen Angaben möge man auch die bekannten Angaben Gegenbaur's vergleichen. Außerdem kommen noch meine früheren Angaben in Betreff der Flossen von Pristiurus melanostomus, Acanthias vulgaris und Torpedo marmorata in Betracht.

Aus dieser Zusammenstellung geht zunächst hervor, dass, wie dies ja seit Langem bekannt ist, die Zahl der Flossenstrahlen bei den Rajiden sehr viel größer ist als bei den Squaliden. Die größte Zahl wird bei Trygon erreicht, wo zugleich die Radien gegen die

Peripherie, wenigstens z. Th., in acht Theilstrahlen zerfallen. Nur Squatina angelus macht unter den Squaliden eine Ausnahme und schließt sich ziemlich eng an die Rajiden an; jedoch ist die Zahl der Radien der Bauchflosse viel größer als bei den meisten Rajiden. Unter den Squaliden zeigt Heptanchus die größte Zahl der Radien und es wird dadurch die Annahme nahe gelegt, dass eine größere Zahl von Radien ein primitiveres Verhalten andeute. Nur Chimaera zeigt noch ein ähnliches Verhalten in Beziehung auf die Brustflosse; indessen ist die verhältnismäßig geringe Zahl der Radien der Bauchflosse hier sehr auffallend.

Nachdem ich gefunden hatte, dass bei Torpedo in derselben Weise wie bei Pristiurus die Urwirbel sich mit je zwei Knospen an der Bildung der Flossen betheiligen, beunruhigte mich Anfangs die große Zahl der Flossenstrahlen bei Squatina, Raja und Trygon. Denn sowie einerseits eine ganz bestimmte Wechselbeziehung existirt zwischen der Zahl der Urwirbel und der bleibenden Wirbel in der Weise, dass eben so viel Wirbel sich bilden als Urwirbel im Rumpf und Schwanze vorhanden sind, so besteht andererseits eine eben so bestimmte Wechselbeziehung zwischen der Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen betheiligen, und den späteren Radien. Es muss also auch eine indirekte Beziehung zwischen der Zahl der Wirbel (selbstverständlich kommen hier nur die Wirbel des Rumpfes in Betracht) und der Zahl der Flossenstrahlen existiren. Diese Wechselbeziehung muss darin zum Ausdrucke kommen, dass nie weniger Rumpfwirbel vorhanden sein können, als der halben Zahl der Flossenstrahlen entspricht. Bei dem gedrungenen Körperbau einer Squatina oder Raja schien es mir Anfangs nicht sehr wahrscheinlich, dass die Zahl der Rumpfwirbel entsprechend groß sein sollte. Bald aber schwanden meine Bedenken. Zunächst überlegte ich, dass bei Torpedo sicherlich alle Muskelknospen zum Aufbau der Flossen verwendet werden, dass also von Abortivknospen hier keine Rede sein kann; sodann fiel mir auf, dass Torpedo trotz ihres gedrungenen Körperbaues doch eine größere Zahl von Rumpfwirbeln besitzt als die meisten der viel schlanker gebauten Squaliden. Paul Mayer giebt die Zahl der Rumpfwirbel von Torpedo marmorata auf 40 an. Wir haben nun gefunden, dass sich etwa 52 Muskelknospen an der Bildung der Brustflosse und etwa 20 an der Bildung der Bauchflosse betheiligen, was einer Urwirbelzahl von 36 entspricht. Rechnet man dazu die vier ersten Urwirbel, die keine Knospen bilden, so erhält man 40 Ur-

wirbel des Rumpfes, und diese Zahl entspricht genau der Zahl der Rumpfwirbel des erwachsenen Thieres. Durch dieses Ergebnis wurde ich veranlasst, auch die betreffenden Zahlen von Raja mit einander zu vergleichen. Bei der oben erwähnten Raja clavata war es mir nicht möglich, die Zahl der Rumpfsegmente festzustellen; an dem Skelet einer anderen, leider nicht näher bestimmten Raja meiner Sammlung, hatte ich aber mehr Erfolg. Ich zählte ungefähr 96 Radien an der Brustflosse und ungefähr 22 an der Bauchflosse, zusammen also etwa 118; diese Zahl verlangt 59, oder bei der Annahme, dass auch hier die ersten vier Segmente sich nicht an der Flossenbildung betheiligen, 63 Rumpfsegmente. Bekanntlich verschmilzt nun bei Raja eine große Zahl von Wirbeln zu einem einheitlichen Stück, an dem man aber aus der Zahl der Austrittslöcher der Nerven noch die Zahl der mit einander verschmolzenen Segmente erkennen kann. Wenn nun auch die Zählung an dem trocken aufbewahrten Skelet nicht gut zu bewerkstelligen war, so glaube ich mich doch überzeugt zu haben, dass mindestens 64 Rumpfsegmente vorhanden waren. Diese Zahl ist vielleicht sogar noch etwas zu niedrig gegriffen, vielleicht ist aber auch die Zahl der Radien der Brustflosse etwas größer als ich angegeben habe. Jedenfalls zeigt auch diese Berechnung, dass die Zahl der Rumpfwirbel in einem ganz bestimmten Verhältnis zur Zahl der Flossenstrahlen steht. Auch Squatina bietet von diesem Gesichtspunkte aus keine Schwierigkeiten. Wir haben hier 52 Strahlen für die Brustflosse und ungefähr 33 für die Bauchflosse gefunden; das erfordert 43 Rumpfwirbel und, wenn man wieder die ersten vier Segmente hinzurechnet, 47. Wenn ich nun auch, ohne das Skelet zu opfern, nicht im Stande war, die Zahl der Rumpfwirbel genau zu erfahren, so kann ich doch mit aller Sicherheit angeben, dass dieselbe mehr als 50, wahrscheinlich sogar 55 beträgt[1]. Wenn hier die Rechnung nicht so genau stimmt wie bei Torpedo und Raja, so ist zu bedenken, dass Squatina ein Squalide ist und dass sich daher wohl auch bei ihr, ähnlich wie bei Pristiurus, zwischen Brust- und Bauchflosse Abortivknospen bilden dürften. Jedenfalls kann aber, wie aus den angeführten Zahlen hervorgeht, die Zahl dieser Abortivknospen keine sehr große sein. Bei Trygon habe ich die Rumpfwirbel nicht

[1] P. MAYER giebt an, dass er bei der einen von ihm untersuchten Squatina-Art 43—44, bei der anderen 51—53 Rumpfwirbel gezählt habe. Meine Squatina ist also der letzteren Art zuzurechnen; MAYER bezeichnet sie als Squatina β.

gezählt; in Anbetracht der für Torpedo, Raja und Squatina festgegestellten Befunde verlieren aber auch für Trygon meine anfänglichen Bedenken jeden Halt. Für die Rajiden lässt sich also nach dem Gesagten die Zahl der Rumpfwirbel mit annähernder Genauigkeit nach folgender Formel aus der Zahl der Radien der Brust- und Bauchflosse einer Seite berechnen: $\frac{R}{2} + 4 = W$. In dieser Formel bedeutet R die Radien und W die Rumpfwirbel. —

Die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen haben gelehrt, dass das Skelet der paarigen Flossen der Selachier Anfangs aus einem an der Basis verlaufenden knorpeligen Stab, dem Basipterygium und den, diesem lateral ansitzenden Radien besteht. Es ist nun ganz wohl möglich, dass bei den Vorfahren der Selachier das Basipterygium in eben so viele Segmente getheilt war, als Flossenstrahlen vorhanden waren. Diese Segmente müssten wir dann als Flossenträger und das Basipterygium als einen Knorpel betrachten, der bei der allmählichen Ablösung der Extremitäten vom Rumpfe aus der Verschmelzung dieser Flossenträger entstanden ist. Wir hätten dann als Ausgangsform für die paarigen Flossen der Selachier und wohl für die paarigen Extremitäten der Gnathostomen überhaupt eine Flosse anzunehmen, die in allen wesentlichen Punkten ihres Baues mit den unpaaren Flossen übereinstimmte. Vielleicht dürfen wir noch einen Schritt weiter gehen und sagen, dass wahrscheinlich bei den Vorfahren der Gnathostomen eine kontinuirliche Seitenflosse bestanden habe, die sich aber im weiteren Verlaufe der phylogenetischen Entwicklung nur an den beiden Enden weiter ausgebildet hat, während sie in der Mitte des Rumpfes allmählich atrophirte.

So werden wir also zu denselben Schlüssen geführt, zu denen schon Thacher und Mivart durch ihre vergleichend-anatomischen, und Balfour durch seine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen gelangt sind. Freilich ist dabei nicht zu vergessen, dass gegen die Annahme kontinuirlicher seitlicher Flossensäume die Thatsache spricht, dass bei allen Selachiern die ersten Anlagen der Extremitäten von einander getrennt sind und bei den Squaliden auch während der weiteren Entwicklung getrennt bleiben. Indessen sind die Thatsachen, die zu Gunsten dieser Hypothese sprechen, so zahlreich und von solchem Gewichte, dass dieselbe nicht ohne zwingende Gründe zurückgewiesen werden kann. Diese Thatsachen sind folgende: 1) die Existenz einer kontinuirlichen Ektodermfalte bei älteren Torpedoembryonen; 2) die Bildung von Muskelknospen im

Bereiche des ganzen Rumpfes, vom fünften Segmente angefangen: diese Thatsache fällt um so schwerer ins Gewicht, als bei den Squaliden die Muskelknospen zwischen Brust- und Bauchflosse atrophiren, sich also deutlich als rudimentäre Gebilde dokumentiren; 3) die Konvergenz der Muskelknospen gegen die Flossenbasis zur Zeit der Entstehung der Knospen (vgl. Taf. VII, Fig. 5 und 6), eine Erscheinung, die wohl nur dahin gedeutet werden kann, dass sich die Flossen früher weiter ausgedehnt haben; endlich 4) das Vorhandensein einer größeren Zahl von Radien bei phylogenetisch älteren Selachiern (Chimaera, Heptanchus) im Vergleich mit höher stehenden Formen (Pristiurus, Scyllium, Acanthias etc.). Die Thatsache, dass die ersten Anlagen der Flossen nicht zusammenhängen und bei den Squaliden auch später nicht in Zusammenhang treten, mag vielleicht als »vorzeitige Sonderung« im Sinne Ray Lankester's aufzufassen sein. Auffallend bleibt es immerhin, dass bei den Rajiden die Flossenanlagen sich verbinden, bei den Squaliden aber, die man für älter zu halten gewohnt ist, nicht. Es ist jedoch zu bedenken, dass die Rajiden auch sonst in einzelnen Punkten ihrer Organisation, Eigenthümlichkeiten zeigen, die darauf hinzuweisen scheinen, dass sie sich schon sehr tief vom gemeinsamen Stamme der Plagiostomen abgezweigt haben. Sie mögen daher auch in der Entwicklung der Flossen in mancher Hinsicht primitivere Verhältnisse bewahrt haben, als die Squaliden. Freilich würde es viel zu weit gegangen sein, diejenigen Rajiden für die ursprünglichsten und ältesten zu halten, die die größte Zahl von Radien aufweisen.

Es drängt sich nun die Frage auf, wie sich diese Ansichten zu der bekannten Hypothese Gegenbaur's verhalten.

Gegenbaur's Hypothese besteht, streng genommen, aus zwei nur lose mit einander verbundenen Theilen. Im ersten Theil wird der Versuch gemacht, die Extremitäten von Kiemenbogen abzuleiten und zu zeigen, in welcher Weise der Extremitätengürtel aus dem Bogen, die freie Extremität aus den Kiemenstrahlen hervorgegangen sind. Der zweite Theil der Hypothese beschäftigt sich mit der weiteren Aus- und Umbildung der Extremitäten und mit der Ableitung der verschiedenen Extremitätenformen von der Form des biserialen Archipterygiums.

Was den ersten Theil betrifft, so haben schon die Beobachtungen Balfour's gelehrt, dass der von Gegenbaur unternommene Versuch mit en thatsächlichen Befunden nicht in Einklang gebracht werden kann; und alle späteren Untersuchungen haben die Unhaltbarkeit dieses

Theils der Hypothese immer wieder aufs Neue dargethan. Allerdings mag es richtig sein, dass der Schultergürtel aus einem Kiemenbogen entstanden ist, an welchem dann die Brustflosse sekundär einen Anschluss gefunden hat, — eine Möglichkeit, die auch von gegnerischer Seite zugestanden worden ist. Dagegen würde auch die ausgiebigste Anwendung cänogenetischer Principien nicht genügen, um etwas Ähnliches für den Beckengürtel und die freie Extremität zu erweisen. Balfour hat in seiner Arbeit über die Entwicklung des Skelets der paarigen Flossen der Selachier die Einwände, die von Seiten Gegenbaur's und v. Davidoff's gegen seine Hypothese vorgebracht wurden, eingehend erörtert und ich kann mich, nachdem ich selbst die Entwicklung der Flossen untersucht habe, diesen Erörterungen nur vollinhaltlich anschließen.

Etwas anders steht es vielleicht mit dem zweiten Theile der Gegenbaur'schen Hypothese. Zwar wird die Bedeutung des Archipterygiums durch die Ergebnisse der entwicklungsgeschichtlichen Forschungen sehr wesentlich eingeschränkt, indem es sich zeigte, dass wir in ihm keineswegs die primitivste, ursprünglichste Form der paarigen Flossen erblicken dürfen; aber es wäre doch immerhin möglich, dass dasselbe eine Art Übergangs- oder Durchgangsform darstellte, von der sich dann die Extremitäten der höheren Wirbelthiere ableiten ließen. Mit anderen Worten: es erhebt sich die Frage, ob nicht aus der Stammform der paarigen Extremitäten, als welche wir uns eine Flosse vorstellen dürfen, die aus einer größeren Zahl gleichwerthiger Radien bestand, deren jeder auf einem selbständigen Flossenträger saß, eine Flosse vom Bau des biserialen Archipterygiums und aus dieser die mannigfachen Extremitätenformen der höheren Wirbelthiere sich entwickelten. Eine endgültige Antwort auf diese Frage wird sich erst geben lassen, wenn die Entwicklung der paarigen Extremitäten der höheren Wirbelthiere besser bekannt sein wird, als dies gegenwärtig der Fall ist.

Sowie die Dinge heute liegen, lässt sich nur sagen, dass sich aus einer Flosse, welche nach dem Typus der unpaaren Flossen gebaut war, eine Flosse vom Bau des uniserialen oder biserialen Archipterygiums entwickeln konnte. Wie aus jener Flosse das uniseriale Archipterygium entstehen konnte, lässt sich aus der individuellen Entwicklung vermuthen; für die Entstehung des biserialen Archipterygiums lagen, wie mir scheint, zwei Möglichkeiten vor. Erstens konnte sich ein Radius mit seinem Flossenträger stärker ausbilden, als seine Nachbarn und diese konnten dann in ein mehr

oder weniger inniges Abhängigkeitsverhältnis zu diesem Hauptradius treten; oder aber, es konnten die Flossenträger zu einem einheitlichen Basipterygium verschmelzen und von den Radien konnte eine größere oder geringere Zahl um das distale Ende dieses Basipterygiums an dessen dem Rumpfe zugewendete Seite treten; in diesem Falle würde das Basipterygium zum Hauptradius werden.

Wichtig für das Verständnis der Entstehung des biserialen Archipterygiums scheinen mir die interessanten paläontologischen Forschungen der neuesten Zeit zu sein. FRITSCH hat gefunden, dass die Brustflossen der Xenacanthiden nach dem Typus des biserialen, die Bauchflossen nach dem des uniserialen Archipterygiums gebaut sind. Von besonderem Interesse aber ist, dass die beiden kleinen, unpaaren, hinter dem After gelegenen »Steuerflossen« (Afterflossen) in ihrem Bau eine ganz unverkennbare Ähnlichkeit mit den paarigen Flossen zeigen; ja, es würde vielleicht nicht sehr schwierig sein, in sie das Schema des biserialen Archipterygiums hinein zu konstruiren. Sie lassen uns verstehen, in welcher Weise sich die Theile einer Flosse, die aus parallel neben einander liegenden Radien bestand, umbilden und umordnen können, um eine Flossenform zu geben, wie sie uns in den paarigen Flossen entgegentritt.

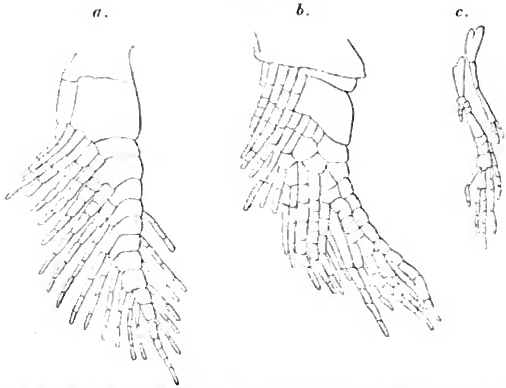
Ich habe in nebenstehender Figur die rechte Brust- und Bauchflosse und die erste »Steuerflosse« eines Xenacanthus nach FRITSCH abgebildet. Die Brustflosse (*a*) zeigt denselben Typus, wie die Ceratodusflossen, besteht also aus einem Hauptstrahl und den diesem in zwei Reihen aufsitzenden Nebenstrahlen; nur ist sowohl der Hauptstrahl als die »präaxiale« Reihe der Nebenstrahlen kürzer als bei Ceratodus. Die Bauchflosse (*b*) zeigt den uniserialen Typus und scheint bei Orthacanthus und Pleuracanthus einfacher gebaut zu sein, als bei Xenacanthus. Obwohl nun die Brustflossen den Bau des biserialen Archipterygiums zeigen, glaubt FRITSCH doch aus gewissen Varietäten, welche der Hauptstrahl zeigt, den Schluss ziehen zu sollen, dass die Xenacanthiden von Formen abstammen, deren »paarige Flossen aus einer Reihe ursprünglich neben einander liegender Strahlen« bestanden haben. In dieser Beziehung haben also die paläontologischen Forschungen zu denselben Schlüssen geführt, wie die embryologischen.

Über die systematische Stellung der Xenacanthiden bemerkt FRITSCH: »In Erwägung der Übereinstimmung im Schädelbaue, der Gegenwart von sieben Kiemenbögen und der Ausbildung der Pterygo-

podien kommen wir zu der Überzeugung, dass die Xenacanthiden die Ahnen der Notidaniden sind.«

Auf anderem Wege als GEGENBAUR und BALFOUR hat DOHRN dem Problem der Phylogenie der paarigen Flossen näher zu treten gesucht. DOHRN sucht zunächst zu beweisen, dass die unpaaren Flossen zuerst paarig gewesen seien, dass also bei den Vorfahren der Wirbelthiere sowohl am Rücken, als am Bauche je zwei seitliche Flossen bestanden haben. Die dorsalen seitlichen Flossen sollen an den Rändern der Medullarrinne gesessen haben und später, in Folge des Verschlusses dieser Rinne, zur Verwachsung gekommen sein. Die ventralen Flossen sollen Anfangs gleichfalls in der ganzen Ausdehnung des Körpers paarig gewesen sein: bis zum After seien sie

Fig. 13.



a rechte Brustflosse, *b* rechte Bauchflosse, *c* erste »Steuerflosse« (Afterflosse) von Xenacanthus Decheni Goldf. nach FRITSCH.

auch später paarig geblieben, darüber hinaus aber in Folge der Rückbildung und des Schwundes des postanalen Darmes zu einem unpaaren ventralen Flossensaum verschmolzen. DOHRN geht dann noch weiter; er fragt: »waren denn diese Flossen von Hause aus wirklich Falten?« Indem er sich nun auf die Thatsache beruft, dass eine größere Zahl von Urwirbeln an der Bildung der Flossen betheiligt ist und dass man auch in der Art der Innervation eine deutliche Metamerie erkennen kann, glaubt er sich zu dem Schlusse berechtigt

dass die Flossen aus der Verschmelzung zahlreicher, metamerisch angeordneter, parapodienartiger Fortsätze entstanden sind.

DOHRN's Hypothese gründet sich, wie man sieht, auf eine Menge von Einzelhypothesen, die alle erst bewiesen werden müssten, bevor man sich zur Annahme des Ganzen entschließen könnte. Als eine Hypothese für sich muss ich die Annahme betrachten, dass die unpaare dorsale Flosse aus der Verschmelzung zweier getrennter Flossensäume entstanden sei; als eine Hypothese für sich muss ich auch die Annahme betrachten, dass die ventralen Seitenflossen hinter dem After in Folge des Schwundes des postanalen Darmes zu einer einheitlichen, unpaaren Flosse verschmolzen seien; endlich muss ich es auch als eine ganz selbständige, mit den anderen in gar keinem nothwendigen Zusammenhang stehende Hypothese bezeichnen, dass die Flossen aus ursprünglich getrennten, parapodienähnlichen Fortsätzen hervorgegangen seien. Von diesen Hypothesen gründet sich die zweite selbst wieder auf die Hypothese, dass der After eine Neubildung und aus der Verschmelzung zweier Kiemenspalten entstanden sei. Für keine dieser Hypothesen lassen sich, so weit meine Erfahrung reicht, aus der Entwicklungsgeschichte Beweise beibringen. Die unpaaren Flossen werden von Hause aus unpaar angelegt und nichts weist auf eine Verschmelzung aus paarigen Flossen hin. Wie ich der Darstellung P. MAYER's über die unpaaren Flossen der Selachier entnehme, hat CUNNINGHAM auf Grund einer Beobachtung an jungen pelagischen Telostierlarven versucht, die Annahme DOHRN's, dass die unpaare ventrale Flosse aus der Verschmelzung der paarigen ventralen Seitenflossen hervorgegangen sei, zu widerlegen. CUNNINGHAM fand nämlich an solchen, noch mit einem mächtigen Dottersack versehenen Larven zwischen den Anlagen der Bauchflossen einen unpaaren präanalen Flossensaum, ein Befund, der sich mit der Hypothese DOHRN's nicht in Einklang bringen ließ. Wie PAUL MAYER hervorhebt, sind derartige Befunde schon in größerer Zahl in der Litteratur verzeichnet und es sind auch bei den Ganoiden präanale Flossensäume (von BALFOUR und PARKER bei Lepidosteus und von PARKER bei Acipenser) beschrieben worden. Ich kann letztere Angabe nach meinen Untersuchungen an eben ausgeschlüpften und an einige Tage alten Störlarven bestätigen. Der unpaare ventrale Flossensaum beginnt hier an der hinteren Fläche des Dottersackes und zieht zwischen den Anlagen der Bauchflossen bis zur Schwanzspitze nach hinten; auf der Höhe des Saumes mündet, weit hinter dem Dottersack, die kurze Kloake. — Aber

auch bei Torpedo marmorata habe ich den unpaaren ventralen Flossensaum zwischen und unabhängig von den beiden Anlagen der Bauchflossen beginnen sehen. Wenn es auch hier keinen präanalen Flossensaum giebt, so kann man doch bei Embryonen von 18 mm Länge den ventralen unpaaren Flossensaum so weit nach vorn reichen sehen, dass ein Schnitt, der unmittelbar hinter dem After durch den Embryo gelegt wird, sowohl das distale Ende der Bauchflossen, als das proximale Ende des erwähnten Saumes zeigt. P. Mayer glaubt nun allerdings in derartigen Befunden keinen Beweis gegen die Richtigkeit der Dohrn'schen Hypothese erblicken zu müssen, da man kein Recht habe, »eine Hautfalte für eine Flosse zu erklären«; zu einer Flosse gehöre auch Muskulatur und, wo diese fehle, dürfe man nicht von einer Flosse sprechen. Freilich kommt er mit dieser Definition gleich selbst ins Gedränge; er meint, die Fettflosse der Salmoniden dürfe man noch als Flosse bezeichnen, »obwohl sie nach La Valette nur Bindegewebe enthält«; es sei »eben die Annahme erlaubt, dass sie in früheren Perioden Muskulatur besessen« habe. Wer verbietet nun aber anzunehmen, dass jene unpaaren ventralen Flossensäume »in früheren Perioden Muskulatur besessen« haben? Etwa die Hypothese? Und wo bleibt bei derartigen Schlussfolgerungen die Konsequenz? Die ganze Dohrn'sche Schule hat es seiner Zeit mit Freuden begrüßt, als Balfour gefunden zu haben glaubte, dass bei den Selachiern die paarigen Flossen zunächst in Form kontinuirlicher, seitlicher Ektodermfalten in die Erscheinung treten; war doch diese Beobachtung geeignet, der Gegenbaur'schen Kiemenbogentheorie vollends den Boden zu entziehen! Damals wurde einer einfachen Ektodermfalte eine große Bedeutung beigemessen; jetzt aber, wo eine solche Falte einer Hypothese Dohrn's in die Quere kommt, wird sie für bedeutungslos erklärt.

III. Abhandlung.

Mit Tafel XIII—XIX aus »Morphol. Jahrbuch« XXIV. Bd. 4. Heft.

Bei der bisherigen Darstellung der Differenzirung des Mesoderms der Selachier habe ich von der Entwicklung des Urogenitalsystems ganz abgesehen. Der Gegenstand hat in neuerer Zeit, namentlich durch RÜCKERT und VAN WIJHE, eine eingehende Bearbeitung erfahren[1]. Obwohl ich gern die Sorgfalt dieser Unter-

---

[1] Die hier in Betracht kommenden Publikationen sind zunächst folgende:

1) C. SEMPER, Die Stammverwandtschaft der Wirbellosen und Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. II. 1875. pag. 25—76.

2) —— Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Ebenda. pag. 195—509.

3) F. M. BALFOUR, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.

4) J. BEARD, The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anzeiger. 1. Oktober 1887.

5) J. RÜCKERT, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatom. Abtheilung. 1888.

6) —— Zur Entwicklung des Exkretionssystems der Selachier. Eine Erwiederung an Herrn VAN WIJHE. Zoolog. Anzeiger. 7. Januar 1889.

7) J. W. VAN WIJHE, Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zoolog. Anzeiger. 1. November 1886.

8) —— Verslag der verrichtingen van den ondergesteekende aan de Nederland'sche Werktafel in het Zoologisch Station van prof. DOHRN, te Napels, 10. Maart—26. Juli 1887.

9) J. W. VAN WIJHE, Über die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei Selachiern. Anatom. Anzeiger. 18. Januar 1888.

10) —— Bemerkung zu Dr. RÜCKERT's Artikel über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Zoolog. Anzeiger. 1. Oktober 1888.

11) —— Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

12) E. LAGUESSE, Sur le développement du Mesenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens (Acanthias). Comptes rendus hebdomadaires des séances et mémoires de la société de Biologie. Tome III. Série IX. 1891. pag. 861—863. Sitzung vom 19. December.

suchungen anerkenne, erschien mir doch schon seit Jahren eine abermalige Bearbeitung des Gegenstandes durchaus nothwendig.

Meine Untersuchungen wurden daher auch schon im Jahre 1888 begonnen und damals ungefähr ein Jahr lang fortgesetzt; dann habe ich sie längere Zeit liegen lassen und erst im Herbst 1893 wieder aufgenommen. Mittlerweile hatte ich zahlreiche neue Präparate angefertigt, an denen ich meine früheren Ergebnisse kontrolliren und erweitern konnte. Zum dritten Male wurde die Arbeit im Herbst 1895 aufgenommen und nun auch zu Ende geführt.

I. Die Vorniere vom Beginn ihrer Entwicklung bis zum Höhestadium ihrer Ausbildung.

Die erste Andeutung der Vorniere sehe ich an einer Horizontalschnittserie durch einen Pristiurusembryo mit 25 Urwirbeln; sie giebt sich darin zu erkennen, dass in drei auf einander folgenden Segmenten die laterale Urwirbellamelle unmittelbar vor ihrem Übergang in die parietale Seitenplatte gegen das Ektoderm etwas vorgewölbt ist. Deutlicher tritt diese Vornierenanlage an einer Querschnittserie durch einen Embryo mit 26—27 Urwirbeln hervor. Sie beginnt hier am Hinterende des siebenten Gesammtsegmentes[1] und erstreckt sich über vier Urwirbel. Im siebenten Segment ist sie ganz klein und unansehnlich, im achten und neunten ist sie mächtiger und im zehnten ist sie wieder so klein wie im siebenten. Da die einzelnen Urwirbel unmittelbar auf einander folgen und durch keine irgendwie in Betracht kommenden Zwischenräume getrennt sind, so bilden die Hervorwölbungen einen kontinuirlichen, sich über vier Segmente erstreckenden Wulst; ich will diesen Wulst als Vornierenwulst bezeichnen. Dort, wo er am mächtigsten ist, zeigt er auf dem Querschnitt das Bild der Fig. 1 Taf. XIII. Dieses Bild stellt einen

Von diesen Publikationen werden im Folgenden hauptsächlich die unter 1, 2, 3, 5, 11 und 12 angeführten berücksichtigt werden. Die übrigen (6, 7, 8, 9 und 10) sind entweder vorläufige Mittheilungen oder rein polemischen Inhalts ohne allgemeines Interesse. Der Aufsatz BEARD's enthält bloß die Angabe, dass der Vornierengang bei Scyllium ektodermalen Ursprungs sei. Es wurde nur ein einziger Embryo daraufhin untersucht.

[1] Ich gebrauche den Ausdruck Gesammtsegment für Urwirbel überhaupt, ganz ohne Rücksicht auf die vielen Hypothesen, die über die Metamerie des Selachierkopfes aufgestellt worden sind. Das erste Gesammtsegment ist also gleichbedeutend mit dem ersten, deutlich als solchem erkennbaren Urwirbel.

Schnitt durch das neunte Segment dar. Die ventrale Urwirbelgrenze ist ungefähr in der Höhe des Sternchens (*) zu ziehen. Daraus geht hervor, dass der Vornierenwulst dem ventralen Ende der Urwirbel angehört. Das Ektoderm zieht über den ganzen Wulst als ein einschichtiges, niedriges Epithel hinweg, ohne mit ihm irgend eine Verbindung einzugehen.

An den Schnitten, welche den Wulst am deutlichsten zeigen und welche zugleich durch die Mitte eines Urwirbels gehen, sieht man, wie auch in Fig. 1, ganz gewöhnlich einzelne Zellen in die Urwirbelhöhle hineinragen. Dies kann entweder darin den Grund haben, dass bei der Wucherung und Vorwölbung der lateralen Urwirbellamelle einzelne Zellen aus der Reihe ihrer Genossen herausgedrängt werden, oder aber darin, dass, wie ich auf der Anatomenversammlung in Straßburg im Jahre 1894 mitgetheilt habe, in einschichtigen Epithelien die Zellkerne jedes Mal, sobald sie sich zur Theilung anschicken, nach der freien Seite des Epithels vorgeschoben werden. Solche Kerne treten dann erst später, einige Zeit nach Ablauf der Theilung, wieder in die Tiefe.

Meine Befunde über die erste Anlage der Vorniere stimmen mit denen VAN WIJHE's in so fern überein, als auch er nur das Mesoderm an der Bildung dieser ersten Anlage betheiligt sein lässt. Er giebt an, dass die Vorniere von Pristiurus sich im Stadium von 27 Urwirbeln als eine Ausstülpung der Somatopleura im »unteren Theile des dritten, vierten und fünften Rumpfsomites« bilde. VAN WIJHE ist also der Ansicht, dass sich die Vorniere bei dem genannten Squaliden nur über drei Segmente erstreckt. Wenn man nun auch in Betreff des in Rede stehenden Stadiums darüber getheilter Meinung sein kann, ob die kleine Ausstülpung des zehnten Gesammtsegmentes noch zur Vornierenanlage zu rechnen sei, so lassen doch spätere Stadien keinen Zweifel darüber zu, dass in der Regel nicht drei, sondern vier Segmente an der Bildung der Vorniere betheiligt sind; nur in seltenen Ausnahmsfällen beträgt die Zahl der Vornierensegmente bloß drei. Was ferner die Angabe betrifft, dass die Vorniere im dritten Rumpfsegmente beginnt, so habe ich dazu zu bemerken, dass dieses vermeintliche dritte Rumpfsegment dem siebenten Gesammtsegmente meiner Zählung entspricht. Dies schließe ich wenigstens aus einer Zeichnung, die VAN WIJHE von einem, allerdings etwas älteren Embryo giebt (Fig. 13 Taf. XXXI); nach dem Texte müsste ich es für das achte Segment halten. — Eben so wie VAN WIJHE findet auch RÜCKERT, dass »die Vorniere zuerst

als mesodermale Bildung in Gestalt von nach außen vorspringenden Verdickungen der parietalen Somitenwand« auftritt. Später soll aber der Mesodermwulst fast in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Ektoderm in Verbindung treten, so dass die Vermuthung nahegelegt werde, dass er »einen Zellenbeitrag von diesem Keimblatte« erhalte. Auch für Torpedo hält es RÜCKERT für »sehr wahrscheinlich, dass eine Betheiligung des oberen Keimblattes bei der Bildung der Vorniere stattfindet«, meint aber, dass dieselbe »nur eine sehr untergeordnete sein kann gegenüber den mesodermalen Bestandtheilen der Anlage«. Hinsichtlich der Zahl der Vornierensegmente spricht sich RÜCKERT einmal (pag. 217) dahin aus, dass »die Vorniere bei Pristiurus von fünf benachbarten Somiten« ausgehe; später aber (pag. 228) heißt es, dass »die Vornierenanlage von Pristiurus nur vier segmentale Abschnitte« enthalte. Ich selbst habe nie mehr als vier Segmente gefunden. Übrigens lässt auch VAN WIJHE in seiner ersten vorläufigen Mittheilung die Vorniere »bei Selachiern« (welchen ist nicht gesagt) »unter jederseits fünf Somiten« entstehen. — LAGUESSE, der die Vorniere an einem Acanthiasembryo von 8 mm Länge und 37 Urwirbeln untersuchte, beschreibt dieselbe folgendermaßen: »Il se présentait sous forme d'un bourgeon cellulaire (plein ou à peine excavé en deux ou trois points successifs), formé par une prolifération de la lame somatique du mésoderme immediatement au-dessous de pédicule de 7e, 8e, 9e et 10e segments. Ce bourgeon forme, aprés reconstitution, une éminence allongée d'avant en arrière et divisée superficiellement en trois lobes au moins.«

RÜCKERT hat gefunden, dass bei Torpedo ocellata die Vorniere »im Höhestadium ihrer Ausbildung mit sieben auf einander folgenden Mesoblastsegmenten zusammenhängt«. Damit stimmt ziemlich gut überein, was ich mir von einem Embryo von Raja alba mit ungefähr 50 Urwirbeln und drei Kiemenfurchen notirt habe; ich habe den Embryo in toto bei durchfallendem Licht untersucht und dabei schien es mir, dass sich der Vornierenwulst über acht Segmente erstreckte. Man wird daher wohl annehmen dürfen, dass die Vorniere bei den Rajiden länger ist als bei den Squaliden. Welches Verhalten das ursprünglichere ist, lässt sich aber zur Zeit nicht entscheiden. Ich will noch erwähnen, dass bei ganz jungen Larven von Petromyzon fluviatilis (501^{h} post. fec. bei einer Wassertemperatur von etwa 15° C.) die Vorniere im siebenten Segmente beginnt, in welchem auch der erste der vier Vornierentrichter gelegen ist. Irgend

welche weitergehende Schlüsse wird man aber aus dieser Übereinstimmung mit Pristiurus wohl nicht ziehen dürfen. —

Bei Pristiurusembryonen mit 30 Urwirbeln zeigt der Vornierenwulst noch die gleiche Beschaffenheit wie im vorigen Stadium. Fig. 2 Taf. XIII stellt einen Schnitt durch das zweite Vornierensegment eines solchen Embryo dar; links (in der Figur rechts) ist das Segment genau in der Mitte, rechts in der Nähe der vorderen Wand getroffen. An diesem Embryo konnte ich auf beiden Seiten nur drei Vornierensegmente zählen. An einem anderen Embryo mit 30—31 Urwirbeln konnte ich sogar von einer Vorniere überhaupt nichts finden; jedoch zeigte dieser Embryo auch noch außerdem solche Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung der Kiemenfurchen, dass ich ihn nicht mehr als normal ansehen konnte. Es wird daher auch der Mangel der Vornierenanlage auf eine Entwicklungshemmung bezogen werden müssen. Deutlich aus vier Segmenten zeigte sich die Vorniere wieder bei einem Embryo von 33 Urwirbeln zusammengesetzt, und dasselbe gilt von allen älteren Embryonen, die ich untersucht habe und bei denen die Vorniere noch keine Rückbildung erfahren hatte. Der erwähnte Embryo von 33 Urwirbeln wurde in Horizontalschnitte zerlegt und dieser Serie ist der Schnitt der Fig. 17 Taf. XIII entnommen. Man sieht hier sehr deutlich, dass sich an der Bildung des Vornierenwulstes in erster Linie die beiden mittleren Segmente betheiligen, während das erste und vierte dabei eine etwas weniger wichtige Rolle spielen. Von einem Vornierengang ist in diesem Stadium eben so wenig etwas zu sehen wie früher. — Die beiden primitiven Aorten (*ao*) sind zwar in großer Ausdehnung mit einander verschmolzen, doch deutet ein mehrfach durchbrochenes Septum noch auf ihre frühere Trennung.

Über die Vorniere älterer Embryonen habe ich mir nach der Untersuchung in toto zunächst folgende Notizen gemacht. Bei Embryonen mit 34—35 Urwirbeln und drei inneren Kiemenfurchen zeigt die Vorniere wesentlich dieselben Verhältnisse wie in früheren Stadien; sie beginnt im siebenten Segment und endet im zehnten. Bei Embryonen mit 40 Urwirbeln, bei denen die vierte Kiemenfurche eben in Bildung begriffen ist, erstreckt sich der Vornierenwulst über dieselben vier Urwirbel und setzt sich nach hinten in einen kurzen Vornierengang fort. Bei Embryonen mit 45 Urwirbeln und vier Kiemenspalten lässt sich der Vornierenwulst in gleicher Ausdehnung nach hinten verfolgen, wo er wieder in den Vornierengang übergeht; der Wulst beginnt in der Mitte des siebenten Segmentes, erreicht

schon an der Grenze zwischen siebentem und achtem Segment seine größte Mächtigkeit, behält diese im achten und neunten Segment bei und wird sodann niedriger. Bei Embryonen mit 50 Urwirbeln endlich, an denen noch nichts von einer fünften Kiemenfurche zu sehen ist, beginnt der nun viel niedrigere Vornierenwulst gleichfalls im siebenten Segment und geht dann am neunten oder zehnten so allmählich in den Vornierengang über, dass sich eine bestimmte hintere Grenze nicht angeben lässt. — Den höchsten Grad ihrer Ausbildung zeigt die Vorniere von Pristiurus bei Embryonen mit 40—45 Urwirbeln.

Quer- und Horizontalschnitte geben genauere Aufschlüsse über den Bau unseres Organs. Die Figg. 3—7 Taf. XIII sind einer Querschnittserie durch einen Embryo mit 34—35 Urwirbeln entnommen. Fig. 3 zeigt uns einen Schnitt durch das erste Vornierensegment der linken Seite. Die kleine trichterförmige Einsenkung (O^I) in der Hervorwölbung der lateralen Urwirbellamelle stellt das erste Vornierenostium dar. Über dem Vornierenwulst sieht man eine kleine, aus zwei Zellen bestehende sichelförmige Masse, welche in diesem Schnitt weder mit dem Vornierenwulst noch mit dem Ektoderm in irgend einer Verbindung steht (S). Geht man in der Serie nach vorn, kopfwärts, so sieht man den Strang, dessen Querschnitt in Fig. 3 zu sehen ist, mit dem Vornierenwulst in innige Verbindung treten (Fig. 4); ja an Schnitten, welche das proximale Ende des Stranges treffen, sieht es fast aus, als wäre derselbe auch mit dem Ektoderm verschmolzen. Bei Anwendung starker Vergrößerungen (Zeiss, Apochromat-Ölimmersion) kann man sich aber überzeugen, dass es sich bloß um eine innige Anlagerung an das Ektoderm, nicht um eine wirkliche Verschmelzung handelt.

Geht man in der Serie von dem in Fig. 3 abgebildeten Schnitte nach hinten, so sieht man den erwähnten Strang sich mehr und mehr verbreitern und über den Vornierenwulst schalenförmig hinüberlegen; dabei geht er mit diesem mehrfache Verbindungen ein. Fig. 5 stellt einen Schnitt durch die Mitte des zweiten rechten Vornierensegmentes dar und zeigt wieder eine kleine trichterförmige Einsenkung (O^{II}), die wir als zweites Vornierenostium deuten dürfen. Der Vornierenwulst ist hier mindestens doppelt so hoch als im ersten Segment und der über ihm liegende Strang S steht an drei Stellen mit ihm in Verbindung. Die nächste Figur (Fig. 6) zeigt uns das dritte linke Vornierensegment mit dem dritten Vornierenostium (O^{III}); wenn auch in diesem Schnitte keine Verbindung des Stranges S mit

dem Wulste besteht, so zeigt sich eine solche doch sogleich wieder in den benachbarten Schnitten. Weiter hinten wird der Strang allmählich dünner, legt sich an das Ektoderm an und verschwindet bald gänzlich. An der in Rede stehenden Serie ist er nicht über die hintere Grenze des dritten Vornierensegmentes hinaus zu verfolgen. — Fig. 7 endlich zeigt einen Schnitt durch das vierte Vornierensegment; der Wulst ist hier sehr niedrig und das Vornierenostium (O^{IV}) stellt nur ein kleines, rundliches Grübchen dar. Hinter diesem Segment ist von der Vorniere nichts mehr zu sehen.

Es ist von Interesse, dass gerade am Anfang und am Ende des Vornierenwulstes eine Verschmelzung desselben oder vielmehr des mit ihm verbundenen Stranges mit dem Ektoderm vorgetäuscht wird. Am Anfang des Vornierenwulstes wird das Ektoderm, wie man sich an Horizontalschnitten (vgl. Fig. 18 und 19 Taf. XIII) leicht überzeugen kann, von der Seite des Körpers abgehoben; es wird also auf Querschnitten nicht senkrecht, sondern schief getroffen werden; dieses schief geschnittene Ektoderm wird aber einige Zellen des Vornierenwulstes überlagern und so wird es den Anschein bekommen, als ob Ektoderm und Mesoderm an dieser Stelle mit einander verschmolzen wären. Übrigens soll davon später noch die Rede sein. —

Eine zweite Serie durch einen Embryo von 34 Urwirbeln zeigt wesentlich die gleichen Verhältnisse; nur ist das vierte Vornierensegment noch kleiner und unscheinbarer, als in dem beschriebenen Fall. Andererseits aber erstreckt sich der erwähnte Strang noch über dieses vierte Segment hinüber. Ganz ähnlich verhält sich ein Embryo von 37 Urwirbeln; der Strang reicht hier sogar noch ein Segment über die Vorniere hinaus.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Verhältnisse der Gefäße zu den einzelnen Abschnitten der Vorniere bei den erwähnten Embryonen. Bei einem Embryo, der diese Verhältnisse mit besonderer Deutlichkeit zeigte, erstreckten sich von der Aorta rechterseits zwischen die einzelnen Vornierensegmente kurze Divertikel hinein; auch noch hinter der Vorniere waren hier zwei solche intersegmentale Arterien vorhanden. Linkerseits konnte ich nur zwischen dem zweiten und dritten Vornierensegmente eine ähnliche Bildung wahrnehmen, aber nicht in Form eines hohlen Divertikels, sondern in der einer soliden Wandsprosse der Aorta. Wenn an den abgebildeten Schnitten nichts von diesen Gefäßen zu sehen ist, so hat dies lediglich darin den Grund, dass durchwegs solche Schnitte gezeichnet wurden, wel-

che durch die Mitte oder doch ungefähr durch die Mitte der Vornierensegmente gelegt waren.

Was nun die Auffassung des Stranges betrifft, der dem Vornierenwulst dorsolateral aufgelagert ist und mit ihm von Strecke zu Strecke in Verbindung tritt, so kann es nach dem, was die spätere Entwicklung lehrt, nicht zweifelhaft sein, dass wir in ihm die Anlage desjenigen Theiles des Vornierenganges zu erblicken haben, der bei anderen Formen die einzelnen Vornierenkanälchen aufnimmt (»Sammelrohr« RÜCKERT's). In der That verbindet dieser Strang die Kuppen der einzelnen Hervorwölbungen der lateralen Mesodermlamelle, aus denen der ganze Vornierenwulst zusammengesetzt ist. Zur Bildung hohler Vornierenkanälchen kommt es bei Pristiurus zunächst nicht und Alles, was von den bei den Vorfahren vermuthlich von Anfang an vorhanden gewesenen Lichtungen zurückgeblieben ist, beschränkt sich auf die kleinen trichterförmigen Einsenkungen der einzelnen Abschnitte des Vornierenwulstes. Die erste Anlage des Vornierenganges fällt also in das Stadium von 34—35 Urwirbeln. Dies stimmt mit dem überein, was VAN WIJHE darüber ermittelt hat. —

Ich lasse nun die Beschreibung der Querschnittsbilder folgen, welche man von der Vorniere im Stadium von 38—40 Urwirbeln erhält. Einer solchen Serie sind die Figg. 8—15 Taf. XIII, entnommen. Der erste der abgebildeten Schnitte (Fig. 8) geht wieder durch das erste Vornierensegment. Aus der Stellung der Kerne in der lateralen Urwirbellamelle darf man, wie ich glaube, schließen, dass die Gegend, durch welche der Schnitt führt, dem ersten Vornierenostium (O^I) entspricht; indessen ist ein eigentliches Ostium oder auch nur eine trichterförmige Grube im Vornierenwulste nicht zu sehen. Vom Vornierenwulst läuft eine Arterie unter der visceralen Seitenplatte nach außen und unten. Ihr Ursprung aus der Aorta ist, da der Schnitt ungefähr durch die Mitte des ersten Vornierensegmentes geht, auf dem Schnitte nicht getroffen. Der Vornierengang stellt eine kleine platte, nur aus wenigen Zellen bestehende Zellmasse dar. Der Schnitt der nächsten Figur (Fig. 9) ist durch die Mitte des zweiten Vornierensegmentes gelegt und zeigt eine kleine, trichterförmige Einsenkung an der Basis des Vornierenwulstes als Andeutung des zweiten Ostiums (O^{II}). Der Vornierenwulst ist hier sehr viel mächtiger als im vorigen Segment und lässt eine innige Verschmelzung mit dem Vornierengang erkennen. Im Wulst sind zwei Lichtungen zu sehen, von denen die eine eine Andeutung einer Theilung zeigt. Wie auf dem früheren Bilde sieht man wieder eine Vornieren-

arterie. Der nächste Schnitt (Fig. 10) geht durch die Mitte des dritten Vornierensegmentes; wenngleich an diesem kein Ostium zu sehen ist, so lässt doch wieder die Stellung der Kerne erkennen, dass diese Gegend der Stelle des Ostiums entspricht. Vornierenwulst und Vornierengang sind zu einer einheitlichen Masse verschmolzen, in der man ein biskuitförmiges Lumen bemerkt. Der Schnitt trifft gerade die vordere Peripherie des Ursprunges der dritten Vornierenarterie und es erscheint daher der Querschnitt der Aorta nach rechts unten in die Länge gezogen. Die nächste Figur (Fig. 11) zeigt den fünften Schnitt hinter dem der Fig. 10 (Schnittdicke 0,01 mm); Vornierenwulst und Vornierengang sind nicht nur von einander getrennt, sondern jener ist auch von der lateralen Mesodermlamelle losgelöst. Aber schon der nächste Schnitt der Serie zeigt Vornierenwulst und Vornierengang wieder mit einander in Verbindung und am zweitnächsten (Fig. 12) ist diese Verbindung eine so innige geworden, dass nur an den Einkerbungen an der medialen und lateralen Seite zu erkennen ist, was jedem der beiden Gebilde zugehört. Schon der darauffolgende Schnitt zeigt wieder den Beginn einer Trennung und zugleich auch wieder eine Verbindung zwischen Vornierenwulst und lateraler Mesodermlamelle. Der nun folgende Schnitt (Fig. 13) zeigt einerseits die Trennung des Vornierenganges vollzogen, andererseits trifft er gerade die Mitte des vierten Vornierensegmentes. Hier kann man vielleicht geradezu von einem Vornierenkanälchen sprechen, obschon ein eigentliches Lumen nicht zu erkennen ist. Auffallend ist die Dickenzunahme des Vornierenganges in der Richtung von vorn nach hinten, welche in der Höhe des Schnittes der Fig. 13 so beträchtlich ist, dass der Querschnitt des Vornierenganges den des Vornierenkanälchens nicht unerheblich übertrifft. Auf den folgenden Schnitten schwindet allmählich das Vornierenkanälchen, so dass bald nur der Vornierengang allein übrig bleibt. Dieser (Fig. 14) stellt auf dem Querschnitt eine plankonvexe Masse dar, deren ebene Fläche nach außen, deren konvexe nach innen gekehrt ist. Dort, wo die beiden Flächen an einander stoßen, ist die Zellmasse in kleine Zipfel ausgezogen, welche sich an das Ektoderm anlegen. Der Querschnitt des Ganges nimmt rasch an Größe ab und der Gang selbst hört etwas hinter der Mitte des elften Gesammtsegmentes auf. Sein hinterstes Ende legt sich dicht an das Ektoderm an und scheint in dasselbe überzugehen. Diese Verbindung mit dem Ektoderm ist jedoch nur auf einem, höchstens auf zwei Schnitten zu sehen; der Schnitt der Fig. 15 ist der vorletzte, der den Gang der rechten Seite

zeigt. Von diesem hinteren Ende des Ganges soll später noch die Rede sein.

Die scheinbare Komplikation der Bilder der beschriebenen Serie rührt daher, dass, wie gleich noch näher gezeigt werden soll, das erste Vornierensegment oder wie ich der leichteren Verständigung wegen sagen will, das erste Vornierenkanälchen schief nach hinten und außen, das zweite und dritte direkt nach außen und das letzte schief nach vorn und außen gerichtet sind. Das auf dem Schnitt der Fig. 13 sichtbare Vornierenkanälchen tritt also auf dem Schnitt der Fig. 12 mit dem Vornierengang in Verbindung.

Wesentlich die gleichen Verhältnisse, wie die eben beschriebene Serie zeigt auch eine solche durch einen Embryo mit 42 Urwirbeln, nur reicht der Vornierengang schon etwas weiter nach hinten; links endigt er an der Grenze zwischen 12. und 13., rechts an der Grenze zwischen 13. und 14. Gesammtsegment. Auch drei Querschnittserien durch Embryonen von 45—46 Urwirbeln zeigen wesentlich die gleichen Bilder; der Vornierengang ist nur noch etwas länger geworden. So reicht er bei einem der Embryonen links bis zur Grenze zwischen 13. und 14., rechts bis zur Grenze zwischen 14. und 15. Segment. Auch die zweite Serie zeigt, dass der rechte Gang um ein Segment weiter nach hinten reicht, als der linke. Bei der dritten aber sind beide Gänge von gleicher Länge. Dieser dritten Serie ist der Schnitt entnommen, der in Fig. 16 abgebildet ist. Derselbe trifft das vierte Vornierensegment und zeigt die Verbindung desselben mit dem Gang. Offenbar wendet sich dieses Vornierensegment bei diesem Embryo direkt oder nahezu direkt nach außen. —

Wir wollen uns nun zur Betrachtung der Bilder wenden, welche man von der Vorniere auf Horizontalschnitten bekommt. Dabei muss ich bemerken, dass ich die Horizontalschnittserien nicht mit Rücksicht auf die Vorniere, sondern mit Rücksicht auf den Kopf angefertigt habe; da nun die Embryonen fast regelmäßig, wenn sie absterben, den Kopf mehr oder weniger zur Seite neigen, so muss auf solchen Serien, welche den Kopf genau horizontal treffen, die Vorniere mehr oder weniger schief geschnitten sein. Dies ist auch bei allen Horizontalschnittserien, die mir zu Gebote stehen, der Fall; durch diesen Übelstand — wenn überhaupt von einem solchen die Rede sein kann — hören natürlich die Bilder nicht auf, instruktiv zu sein.

Von der Fig. 17 Taf. XIII war schon die Rede. Fig. 18 zeigt uns das Bild eines Horizontalschnittes durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 41—42 Urwirbeln. Der Schnitt zeigt zunächst,

dass die Vorniere nicht aus drei (VAN WIJHE), sondern aus vier Segmenten besteht (1—4 in der Fig.). Dem Vornierenwulst liegt lateralwärts ein Zellstreifen (*vg*) auf, der, wie die Querschnittserien gezeigt haben, nichts Anderes als die Anlage des proximalen Theiles des Vornierenganges oder des Sammelrohres der Vorniere im Sinne RÜCKERT's sein kann. Dieser Zellstreif steht an mehreren Stellen mit dem Vornierenwulst in Verbindung. Wie wir gesehen haben, stellt er auf Querschnitten eine sichelförmige Masse dar, die dem Vornierenwulst dorsolateral aufgelagert ist. Nach hinten läuft er in eine feine Spitze aus, die sich ans Ektoderm anlegt. Wenn dieses an dem abgebildeten Schnitte an dieser Stelle dicker erscheint, so kommt dies lediglich daher, dass es hier nicht senkrecht, sondern schief angeschnitten ist; ein genetischer Zusammenhang zwischen Vornierengang und Ektoderm besteht nicht. An einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 42 Urwirbeln ist die Anlagerung des Hinterendes des Vornierenganges an das Ektoderm noch sehr viel auffallender, als in dem abgebildeten Fall und solche Bilder können bei nicht sehr aufmerksamer und umsichtiger Untersuchung in der That leicht die Vorstellung erwecken, dass sich der Vornierengang wenigstens an seinem Hinterende, aus dem Ektoderm entwickle. Aber gerade in dieser Serie ist der ungemein charakteristische Unterschied in der Form der Zellkerne des Vornierenganges und des Ektoderms, von dem später noch ausführlich die Rede sein soll, ungemein scharf und deutlich ausgeprägt.

Wichtig sind auch noch die Gefäßverhältnisse der Vorniere in diesem Stadium. Wir sehen an dem abgebildeten Schnitte vier Gefäßquerschnitte, von denen der zweite der größte, der vierte der kleinste ist (vgl. Textfig. 14). Geht man von dem abgebildeten Schnitte in der Serie dorsalwärts, so überzeugt man sich, dass alle diese Gefäße Äste der Aorta sind; geht man ventralwärts, so findet man, dass sich zunächst die beiden ersten Gefäße zu einem kurzen, aber mächtigen Stamm vereinigen, der dann noch durch eine enge Anastomose mit der dritten Arterie in Verbindung tritt. Der Stamm scheint sich dann alsbald in kleine Äste aufzulösen und das Gleiche scheint auch mit der dritten und vierten Arterie zu geschehen. Linkerseits konnte ich nur drei solcher Vornierenarterien sehen, über deren weiteres Schicksal ich aber nicht ins Klare gekommen bin.

An dem anderen, schon erwähnten Embryo mit 42 Urwirbeln konnte ich rechterseits vier Gefäße erkennen (vgl. Textfig. 15), von denen aber das erste und vierte ungemein schwach waren und in ihrem wei-

teren Verhalten nicht verfolgt werden konnten. Das zweite und dritte Gefäß vereinigten sich nach kurzem Verlauf zu einem mächtigen Stamm, der eine Strecke weit über die rechte Seite des Darmes gegen den Dotter zog, um sich dann zu theilen. Links waren nur drei kleine Ausbuchtungen der Aorta sichtbar, die dem zweiten bis vierten Gefäß der rechten Seite entsprachen. Ein dritter Embryo mit 42 Urwirbeln zeigte fast genau dasselbe, wie dieser Embryo.

Die Fig. 19 und 20 Taf. XIII zeigen uns Bilder von Schnitten durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 46 Urwirbeln; auch hier kann man nicht im Zweifel sein, dass vier Segmente an der Bildung der Vorniere betheiligt sind. An dieser Serie sind Vornierenwulst und Vornierengang nur an einer Stelle scharf aus einander zu halten; dies kommt, wie Querschnittserien zeigen, daher, dass der Vornierengang jetzt fast rein dorsal dem Vornierenwulst aufgelagert ist. Jedenfalls wird man die Zellmasse *vg* dem Vornierengang zurechnen müssen. Von Vornierenarterien kann ich an diesem Embryo rechterseits nur drei sehen, die von vorn nach hinten an Größe abnehmen (vgl. Textfig. 16). Da die dritte Arterie (art_3) zwischen drittem und viertem Vornierensegment gelegen ist, so fehlt also hier, wie ein Vergleich mit Fig. 18 lehrt, die vierte Arterie. Diese drei Gefäße vereinigen sich alsbald zu einem gemeinsamen, sehr weiten Stamm, in welchem schon am zweitnächsten Schnitt (Fig. 20) ein Septum auftritt, das aber alsbald wieder verschwindet. Der nunmehr einfache Stamm der Dotterarterie zieht, wie früher, über die rechte Seite des Darmes abwärts, um sich dann zu theilen. Linkerseits sind drei kurze Gefäße zu sehen, die den drei Gefäßen der rechten Seite entsprechen und von denen das zweite das größte ist, obwohl es auch nicht viel mehr als ein Divertikel der Aorta darstellt. — Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt eine zweite Serie durch einen Embryo von 46 Urwirbeln, nur dass die zweite Arterie der rechten Seite sehr viel mächtiger ist, als die anderen (vgl. Textfig. 17). — Bei einem Embryo von 49 Urwirbeln waren rechterseits vier Arterien vorhanden, von denen sich die drei ersten zur Dotterarterie verbanden; die dritte Arterie war die stärkste (vgl. Textfig. 18).

Trotz der nicht unerheblichen Variabilität der in beistehendem Schema zur Darstellung gebrachten Gefäßverhältnisse lässt sich das Gemeinsame des Verhaltens doch leicht herausfinden. An der Bildung der Dotterarterie (*av*) betheiligt sich stets die zweite, gewöhnlich auch die erste und dritte, nie dagegen die vierte Vornierenarterie. Dieses Verhalten dürfte bis zu einem gewissen Grade mit

der Ausbildung der einzelnen Abschnitte der Vorniere im Zusammenhang stehen. Das vierte Vornierensegment ist stets das kleinste und daher auch die vierte Vornierenarterie die schwächste; ja sie kann ganz fehlen. Die vorderen Vornierensegmente sind stärker und dem entspricht auch die bedeutende Stärke der betreffenden Arterien.

Fig. 14.

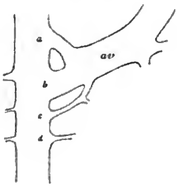


Fig. 15.

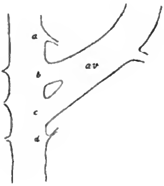


Fig. 16.

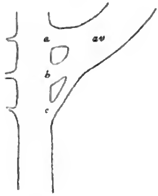


Fig. 17.

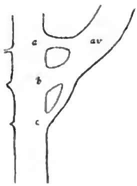
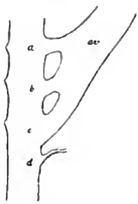


Fig. 18.



Wir werden diese Arterien in späteren Stadien noch weiter zu verfolgen haben.

Bekanntlich hat Paul Mayer die Vornierenarterien der Selachier entdeckt, ohne aber ihre Beziehungen zur Vorniere zu erkennen. Der Fall, den er auf Taf. XI Fig. 1 seiner Arbeit[1] abbildet, entspricht sehr genau dem der Fig. 17 meines Schemas. Eine Verbindung der

[1] Paul Mayer, Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei Selachiern. Mittheilungen der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. VII.

Arteria vitellina (A. umbilicalis bei P. MAYER) mit der rechten Vena omphalomesenterica, auf welche P. MAYER großen Nachdruck legt, habe ich nie finden können (vgl. meine »Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Selachier«[1]). Ich möchte dies betonen, weil P. MAYER's Angabe auch in das Lehrbuch WIEDERSHEIM's Eingang gefunden hat. — RÜCKERT hat die Bedeutung der Vornierenarterien richtig erkannt und sie bei Torpedo genau untersucht. Er findet, dass die Vornierenarterien »in der Anzahl von sechs vorhanden und streng intermetamer angeordnet« sind (l. c. p. 240), so dass hinter jedes Vornierendivertikel ein Gefäß zu liegen kommt. Auch bei Torpedo sind die mittleren Gefäße die stärksten, ein Verhalten, das RÜCKERT ganz richtig mit der stärkeren Ausbildung der mittleren Vornierensegmente in Zusammenhang bringt. Mit Ausnahme des dritten Gefäßes, das zur Nabelarterie werden soll, sollen die Vornierengefäße einer Rückbildung anheimfallen und schließlich ganz verschwinden. RÜCKERT scheint solche Gefäße nur auf der rechten Seite gesehen zu haben, die kleinen Gefäße der linken Seite scheinen ihm entgangen zu sein. — VAN WIJHE hat bei Pristiurus die drei schon von P. MAYER erwähnten Gefäße wiedergefunden und er bestätigt RÜCKERT's Angabe in Betreff der Beziehungen dieser Gefäße zur Vorniere. Hinsichtlich ihres weiteren Schicksales sagt er: »Sie abortiren bekanntlich bald mit Ausnahme desjenigen Gefäßes, das zwischen dem Segmente mit dem ersten und demjenigen mit dem zweiten Pronephrotom verläuft und welches zur Dotterarterie wird.« VAN WIJHE bestätigt ferner auch P. MAYER's Angabe hinsichtlich der Existenz kleiner Zweige der Aorta auf der linken Seite. LAGUESSE scheint den Vornierenarterien keine Beachtung geschenkt zu haben; wenigstens erwähnt er sie mit keinem Wort. Die nicht unerhebliche Variabilität dieser Gefäße ist allen bisherigen Untersuchern entgangen. Die folgende Darstellung wird auch zeigen, dass die Angaben über die Um- und Rückbildung derselben nur in sehr bescheidenem Maße den Thatsachen entsprechen.

II. Rück- und Umbildung der Vorniere.

Die Vorniere hat bei Embryonen mit 40—45 Urwirbeln den Höhepunkt ihrer Ausbildung erreicht. Sie fällt nunmehr einer eigen-

[1] Festschrift zum 70. Geburtstage RUDOLF LEUCKART's. 1892. Leipzig, Engelmann.

thümlichen Rück- und Umbildung anheim. Wie rasch sie dabei an Umfang verliert, kann am besten aus einem Vergleich der Fig. 12 Taf. XIV mit den Fig. 18 und 19 Taf. XIII entnommen werden. Fig. 12 Taf. XIV zeigt uns die rechte Vorniere eines Embryo mit 50 Urwirbeln, Fig. 19 Taf. XIII dieselbe eines Embryo mit 46 Urwirbeln. Wenn auch auf dem ersten Schnitt nur drei Vornierensegmente (das zweite bis vierte) getroffen sind und das erste nicht in den Schnitt fällt, so thut dies nichts zur Sache, da dadurch die Vorniere nur um ein Geringes kürzer, nicht aber dünner erscheint; übrigens ist das erste Vornierensegment dieses Embryo auf beiden Seiten so klein, dass man Mühe hat, es überhaupt aufzufinden.

Die Rück- und Umbildung der Vorniere wurde von allen bisherigen Untersuchern in so fern richtig erkannt, als sie fanden, dass sich die Vorniere zum proximalen Ende der Tube entwickelt. Dies hat auch Balfour schon gewusst, obgleich er die Vorniere als solche nicht erkannt, sondern dieselbe für das knopfförmige, mit den Urwirbeln in Verbindung tretende Ende des Wolff'schen Ganges gehalten hat.

Eine genaue Untersuchung der Um- und Rückbildung der Vorniere ist mit großen Schwierigkeiten verknüpft und ich habe, um diese zu überwinden, mehrere Wege eingeschlagen. Erstens habe ich sehr viele Querschnittsbilder gezeichnet und die Zeichnungen mit einander verglichen; in einem Falle habe ich sogar eine ganze Serie gezeichnet; zweitens habe ich in achtzehn Fällen Rekonstruktionen auf Millimeterpapier entworfen und endlich drittens habe ich von sieben Vornieren Plattenmodelle angefertigt; letzteres allerdings nur von der Vorniere der linken Seite, die wegen des fast gänzlichen Mangels von Gefäßen die einfacheren Verhältnisse bietet.

Ich will die allmählichen Veränderungen der Vorniere in der Weise schildern, dass ich ihr Verhalten bei einer Reihe von Embryonen kurz beschreibe und die Beschreibung durch halbschematische Flächenrekonstruktionen und in besonders wichtigen Fällen durch die Beschreibung von Plattenmodellen und Querschnitten erläutere.

Ein Embryo mit 50—51 Urwirbeln zeigt folgendes Verhalten (vgl. Textfig. 19): Rechterseits ist das erste Vornierensegment ungemein klein, dem Anscheine nach im Begriff zu atrophiren; das zweite bis vierte Vornierensegment sind, wenn sie auch gegen früher an Umfang verloren haben, doch gut entwickelt. Auch lassen sie schon ein deutliches Lumen erkennen, so dass sie sich zu hohlen Kanälchen umzubilden beginnen. Linkerseits ist die Vorniere, abgesehen von

den durch die abweichenden Gefäßverhältnisse bedingten Verschiedenheiten, wesentlich eben so gebaut, wie rechts. — Der Vornierengang erstreckt sich auf der rechten Seite acht Segmente weit über die Vorniere hinaus; auf der linken reicht er um eine Spur weiter nach hinten als rechts. — Von Vornierenarterien sind rechts vier, links drei vorhanden; die der rechten Seite nehmen von vorn nach hinten an Stärke ab. Die erste, bei Weitem stärkste, entspringt in dem

Fig. 19.

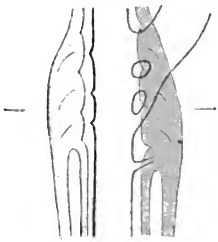


Fig. 20.

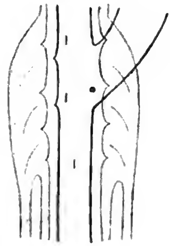


Fig. 21.

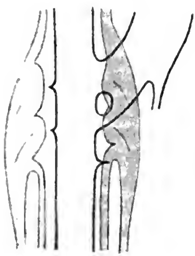
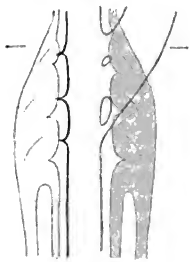


Fig. 22.



Zwischenraum zwischen dem rudimentären ersten Vornierentrichter und dem gut entwickelten zweiten; die zweite, erheblich schwächere Arterie entspringt zwischen zweitem und drittem, die dritte zwischen drittem und viertem Vornierentrichter. Diese drei Arterien setzen sich in der in Fig. 19 angegebenen Weise zur Dotterarterie zusammen. Diese zieht an der rechten Darmwand zwischen Entoderm und vis-

ceraler Seitenplatte nach vorn und unten. Hinter dem vierten Vornierentrichter entspringt noch eine vierte Vornierenarterie, die aber nicht in die Art. vitellina eintritt und nach kurzem Verlauf verschwindet. Die drei Vornierenarterien der linken Seite sind ungemein kurz und kaum mehr als Wandsprossen der Aorta. Sie entsprechen den drei ersten Vornierenarterien der rechten Seite.

Einen Schnitt aus dieser Serie habe ich auf Taf. XIV Fig. 1 abgebildet. Derselbe geht durch die Mitte des dritten Vornierensegmentes (die Richtung des Schnittes ist in der Fig. 19 durch zwei seitliche Striche angezeigt). Man sieht an demselben das deutlich trichterförmig gestaltete dritte Vornierenostium (O^{III}), das von diesem ausgehende, horizontal nach außen laufende Vornierenkanälchen und dessen Verbindung mit dem Vornierengang (*vg*). Wie schon aus dem früher Gesagten bis zu einem gewissen Grade geschlossen werden konnte, nimmt also der Vornierengang die Vornierenkanälchen an seiner ventralen Fläche auf. Die auf der rechten Seite des Embryo (in der Figur links) sichtbare Arterie (art_3) ist die dritte Vornierenarterie; ihre Abgangsstelle von der Aorta ist erst zwei Schnitte weiter hinten zu sehen.

Die Vornierentrichter liegen jetzt ziemlich genau an der Grenze zwischen Urwirbeln und Seitenplatten. Die Urwirbelkommunikationen wie ich die Verbindungen der Urwirbel mit den Seitenplatten nennen will, ziehen in diesem Stadium noch in schiefer Richtung von außen und oben nach innen und unten (*uwc*); sie sind selbstverständlich noch zu den Urwirbeln zu rechnen. Ich mache auf diese Richtung der Urwirbelkommunikationen desshalb aufmerksam, weil sich dieselbe, wie wir sehen werden, in späteren Stadien wesentlich ändert.

Ein Embryo mit 52 Urwirbeln zeigt in Beziehung auf seine Vorniere folgendes Verhalten (vgl. Textfig. 20): das erste, ziemlich kleine Vornierenostium liegt hinter der Mitte des 7. Segmentes, das gut entwickelte zweite und dritte Ostium entsprechen ihrer Lage nach genau der Mitte des achten und neunten Segmentes und das vierte, nur sehr undeutliche Ostium ist ganz an die vordere Grenze des zehnten Segmentes geschoben. Auf beiden Seiten zeigt die Vorniere, wieder mit der früher erwähnten Einschränkung, wesentlich den gleichen Bau. — Rechts sind zwei Vornierenarterien vorhanden, von denen die erste mehr als doppelt so weit ist, als die zweite. Sie sind an ihrem Ursprung nur durch ein sehr dünnes Septum von einander getrennt, und vereinigen sich sofort zu der nach vorn und unten ziehenden Dotterarterie. Es kann keinem Zweifel unterliegen,

dass ihre beiden Wurzeln der ersten und zweiten Vornierenarterie früherer Stadien entsprechen; es geht dies aus ihrer Lage zu den Ostien der Vorniere deutlich hervor. Weitere Arterien fehlen rechterseits. Auf der linken Seite ist zunächst ein kleines Gefäß hinter dem ersten Vornierenostium, zwischen diesem und dem zweiten, zu sehen, dann vielleicht noch ein zweites, das aber nicht mehr als eine unbedeutende Ausbuchtung der Aortenwand darstellt.

Ein etwas ungewöhnliches Verhalten zeigt ein Embryo mit 53—54 Urwirbeln (Textfig. 21). Hier besteht die Vorniere beiderseits nur aus drei Segmenten. Das erste, siemlich langgezogene, aber nicht sehr tiefe Ostium liegt in der Mitte des siebenten Segmentes; das zweite und dritte Ostium, die sich durch größere Tiefe auszeichnen, liegen in der Mitte des achten und neunten Segmentes; von einem vierten Ostium ist keine Spur zu sehen. — Die beiden Vornierengänge reichen bis an das Hinterende des Dotterstieles, der rechte etwas weiter als der linke. — Die Art. vitellina entspringt mit zwei Wurzeln, einer starken vorderen und einer schwächeren hinteren. Diese beiden Wurzeln entsprechen der ersten und zweiten Vornierenarterie. Hinter dem dritten rechten Ostium giebt die Aorta noch einen dritten, allerdings nur sehr schwachen Ast ab, der aber nichts mit der Dotterarterie zu thun hat. Linkerseits sind zwei kleine Arterien vorhanden, welche nach ihrer Lage zu den Ostien den beiden ersten Vornierenarterien der rechten Seite entsprechen.

Bei einem Embryo von 55 Urwirbeln treffen wir wieder die typischen vier Segmente (Textfig. 22). Das erste, schlitzförmige Ostium beginnt jederseits in der Mitte des siebenten Urwirbels, erreicht aber erst an der hinteren Grenze desselben seine größte Tiefe, das zweite und dritte Ostium liegen wieder ziemlich genau in der Mitte des achten bezw. neunten Urwirbels, und das vierte ist so weit nach vorn geschoben, dass es schon an der Grenze zwischen neuntem und zehntem Urwirbel beginnt, aber erst in der vorderen Hälfte des zehnten Urwirbels seine größte Tiefe erreicht. Die Vorniere hört ziemlich genau in der Mitte dieses Urwirbels auf. Der Vornierengang reicht auf beiden Seiten weit über den Dotterstiel nach hinten; beide sind von gleicher Länge. Die Dotterarterie entspringt mit drei Wurzeln; die dritte ist die schwächste, die zweite die stärkste. Erste und zweite sind nur wenig von einander getrennt; in größerem Abstande von einander entspringen zweite und dritte. Links sind sicher zwei, vielleicht drei, ganz minimale Arterien vorhanden; die

zwei sicheren entsprechen der zweiten und dritten Arterie der rechten Seite.

Aus dieser Serie habe ich wieder einen Schnitt abgebildet (Fig. 2 Taf. XIV). Derselbe ist ziemlich genau durch die Grenze zwischen siebentem und achtem Segment gelegt; man sieht daher nur den Vornierenwulst (*vw*), während von dem ersten Vornierenostium rechterseits (auf der Figur links) überhaupt nichts, linkerseits nur der letzte, hinterste Rest zu sehen ist. Dagegen trifft der Schnitt die Wurzel der ersten Vornierenarterie, die, wie aus der Textfigur zu entnehmen ist, nach vorn unten in die Art. vitellina übergeht. Gerade so wie die anderen Vornierenarterien, in so weit dieselben Wurzeln der Dotterarterie sind, zieht auch das auf dem Schnitte sichtbare Gefäß schief durch den dorsalen Theil der Leibeshöhle und wird dabei allseitig von der Splanchnopleura überzogen. So kommt es, dass man auf dem Schnitt, bei *ld*, zwischen der Wurzel der Dotterarterie und der seitlichen Abdachung der dorsalen Darmwand ein kleines Divertikel der Leibeshöhle zu sehen bekommt. Das Gefäß, welches der linken Seite des Darmes aufliegt (*v.om*), ist die Vena omphalo-mesenterica sinistra. —

Die Aushöhlung der Vorniere schreitet in dem gleichen Maße vorwärts, als das ganze Organ an Umfang verliert. Bei einem Embryo mit 62 Urwirbeln ist die Vorniere so gut wie in der ganzen Ausdehnung hohl und ich habe daher von nun an auch in den Rekonstruktionsbildern darauf Rücksicht genommen. Bei diesem Embryo zeigt die Vorniere (vgl. Textfig. 23) beiderseits nahezu das gleiche Verhalten, nur reicht sie auf der linken Seite um ein halbes Segment weiter nach vorn als rechts. Es sind jederseits drei Ostien vorhanden, von denen das erste das größte, das dritte das kleinste ist. Das erste beginnt linkerseits gerade hinter der Mitte des siebenten Segmentes und reicht bis zur Grenze zwischen achtem und neuntem Segment; das zweite beginnt etwas vor der Mitte des neunten und reicht bis zur Grenze zwischen neuntem und zehntem Segment, das dritte ist nur wenig vom zweiten entfernt und liegt ziemlich weit vor der Mitte des zehnten Segmentes. Rechts beginnt das erste an der Grenze zwischen siebentem und achtem Segment und reicht über die Grenze zwischen achtem und neuntem Segment hinaus. Das zweite Ostium ist etwas kleiner als das der linken Seite, bietet aber im Übrigen, gerade so wie das dritte, keine merklichen Unterschiede gegenüber den Ostien dieser Seite. Aus der auffallenden Länge des ersten Ostiums und namentlich aus dem Umstande, dass es auf

der linken Seite schon hinter der Mitte des siebenten Segmentes beginnt, geht wohl mit Sicherheit hervor, dass es aus der Verschmelzung zweier Ostien, nämlich des primären ersten und zweiten, entstanden ist. Das zweite und dritte Ostium entsprechen also dem dritten und vierten der früheren Stadien. — Die Dotterarterie entspringt mit einer sehr starken vorderen und einer sehr schwachen hinteren Wurzel. Die vordere dürfte wohl aus der Verschmelzung

Fig. 23.

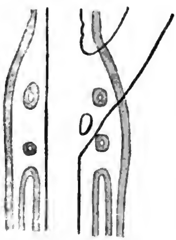


Fig. 24.

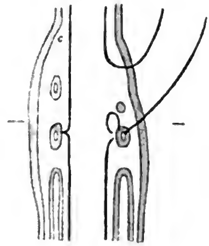


Fig. 25.

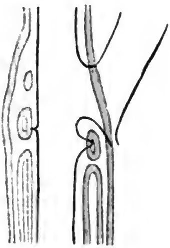
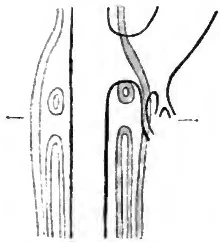


Fig. 26.



der beiden ersten primären Vornierenarterien entstanden sein und somit die hintere der dritten primären Arterie entsprechen. Links habe ich keine Gefäße finden können.

Von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 1 *A*—*C* in drei verschiedenen Ansichten abgebildet. Fig. 1 *A* zeigt das Modell von der lateralen Seite; man sieht da zunächst fünf Urwirbel (den

siebenten bis elften) und bemerkt, dass ihre vorderen und hinteren Begrenzungsränder einen bogenförmigen Verlauf haben; es ist dies die erste Andeutung jener scharfen winkeligen Abknickung, die uns in späteren Stadien bekanntlich in so auffallender Weise entgegentritt. Selbstverständlich entspricht derjenige Theil der Urwirbel, den man von der lateralen Seite her sieht, dem Myotom oder der Hautmuskelplatte. Ventralwärts von den Myotomen sieht man die Urwirbelkommunikationen (*uwc*), durch welche die Verbindung der Urwirbel mit der dorsalen Wand der Leibeshöhle hergestellt wird. Sie werden in seitlicher Ansicht zum Theil von der Vorniere und dem Vornierengang verdeckt. Die Vorniere (*vn*) beginnt in der Mitte des siebenten Segmentes und reicht bis zu der mit × bezeichneten Stelle; hier geht sie ohne scharfe Grenze in den Vornierengang (*vng*) über. Sie hat also eine Länge von ungefähr drei Urwirbeln. Die kleine Bucht, die in der lateralen Ansicht der Vorniere zu sehen ist, entspricht ihrer Lage nach dem Zwischenraum zwischen erstem und zweitem Vornierenostium. — Das zweite Bild (Fig. 1 *B*) zeigt uns das Modell von der medialen Seite; es ist jedoch hier nur die ventrale Hälfte der Myotome (*uw*) gezeichnet. In dieser Ansicht, die uns noch bei der Betrachtung der Entwicklung der Urnierenkanälchen eingehend beschäftigen wird, sieht man die Urwirbelkommunikationen in ihrer ganzen Ausdehnung und zwischen ihnen hindurch (bei *vn* und *vng*) die Vorniere und den Vornierengang. — Das dritte Bild (Fig. 1 *C*) zeigt uns das Modell von der ventralen Seite. Wir sehen also hier ein Stück der dorsalen Wand der Leibeshöhle. An dieser bemerken wir eine laterale und eine mediale Reihe von Öffnungen; die laterale Reihe ist die Reihe der Vornierenostien (O^{I}—O^{III}), die mediale die Reihe der Einmündungsstellen der Urwirbelkommunikationen (*uc*). Die letzteren werden uns später noch beschäftigen; was die Vornierenostien betrifft, so bemerkt man zwischen ihnen quere Wülste, welche die parietale Seitenplatte (*ps*) mit der visceralen (*vs*) verbinden. Das erste Ostium ist weitaus das längste; es beginnt ungefähr in derselben Querschnittsebene, in welcher der Hinterrand der ersten Urwirbelkommunikation liegt und reicht bis in die Höhe des Hinterrandes der zweiten Urwirbelkommunikation. Die Vornierenostien münden sämmtlich nicht mehr in die ventralen Theile der Urwirbelhöhlen, sondern in die Leibeshöhle; es hängt dies mit der in der ersten Fortsetzung meiner Theorie des Mesoderms besprochenen Verschiebung der ventralen Urwirbelgrenzen aufs innigste zusammen.

Ein Embryo mit 63 Urwirbeln zeigt ein verschiedenes Verhalten der beiden Vornieren (s. Textfig. 24). Er stimmt zwar mit dem vorigen darin überein, dass die rechte Vorniere weniger weit nach vorn reicht als die linke, zeigt aber in Beziehung auf die Ostien interessante Besonderheiten. Rechts sind drei Ostien vorhanden; das erste, schlitzförmige, beginnt an der Grenze zwischen siebentem und achtem Segment und reicht über die vordere Grenze des neunten Segmentes hinaus; das zweite liegt dicht hinter ihm und reicht kaum über die Mitte des neunten Segmentes; das dritte folgt dem zweiten in etwas größerer Entfernung, ist weiter als dieses, findet aber auch schon vor der Mitte des zehnten Segmentes sein Ende. Links sind vier Ostien vorhanden; das erste, an der hinteren Grenze des siebenten Segmentes liegende, ist ungemein kurz; dicht hinter ihm beginnt das zweite, das aber nur wenig über die Mitte des achten Segmentes reicht; das dritte nimmt die vordere Hälfte des neunten und das vierte das vordere Drittel des zehnten Segmentes ein. Ob die Dotterarterie mit einer oder zwei Wurzeln entspringt, konnte ich nicht mit Sicherheit herausbringen; jedenfalls geht hinter der starken vorderen Wurzel noch ein kleines Gefäß von der Aorta ab, das sich aber vielleicht nicht mit dem Stamm der Dotterarterie verbindet. Aus dieser Serie habe ich auf Taf. XIV Fig. 3 einen Schnitt abgebildet; seine Lage ist in der Textfig. 24 wieder durch zwei seitliche Striche angegeben. Der Schnitt trifft das zweite rechte Ostium in seiner größten Weite (O^{II}), während die Vorniere der linken Seite gerade an der Stelle getroffen ist, an der sich das dritte Ostium zu schließen beginnt. Außerdem trifft der Schnitt die Pankreasanlage (*pc*). Medial vom Ostium O^{II} mündet die Urwirbelkommunikation (*uwc*) in die Leibeshöhle; diese ist auch linkerseits getroffen. Sie wird uns später noch beschäftigen.

Ich lasse nun die Beschreibung der Vorniere eines Embryo folgen, dessen Urwirbel ich nicht gezählt habe; es war bei ihm die sechste Kiemenfurche in Bildung begriffen, wie dies auch an einem Embryo mit 66—68 Urwirbeln der Fall war. Ich möchte ihn aber doch nach seiner gesammten Organisation für etwas jünger halten und schätze daher seine Urwirbelzahl auf 65; wenn ich vielleicht hierin einen Fehler begehe, so kann derselbe doch nicht groß sein. Wie die beiden früheren Embryonen, zeigt auch dieser die linke Vorniere etwas stärker entwickelt als die rechte (s. Textfig. 25), und da man das Gleiche auch an vielen älteren Embryonen beobachten kann, gewinnt man den Eindruck, dass man es hier mit einer ganz

normalen Erscheinung zu thun hat. Allem Anscheine nach hindert die Wurzel der Dotterarterie den vorderen Theil der rechten Vorniere in der Entwicklung. Bei unserem Embryo sind rechts zwei, links drei Ostien vorhanden. Das erste Ostium der rechten Seite ist so langgestreckt, dass man wohl schließen darf, es sei aus zweien verschmolzen. Um so kürzer und kleiner ist das zweite Ostium dieser Seite. Von den Ostien der linken Seite ist das erste das größte, das letzte das kleinste. Obwohl hier die Vorniere besser entwickelt ist als rechts, beträgt doch der Abstand des vorderen Endes des ersten Ostiums vom Hinterende des dritten nicht ganz zwei Urwirbellängen. Die Ostien sind also stark zusammengeschoben. — Die Dotterarterie entspringt mit einer einfachen Wurzel; hinter derselben sieht man ein Divertikel der Aorta, das vielleicht von einer hinteren (der zweiten oder dritten) Vornierenarterie zurückgeblieben ist. — Die Pankreasanlage beginnt bei diesem Embryo unmittelbar vor den beiden Vornieren und reicht ziemlich weit über dieselben nach hinten hinaus.

Bei einem Embryo mit 66—68 Urwirbeln ist die Vorniere auf beiden Seiten ziemlich gleichmäßig ausgebildet, nur beginnt sie rechts wieder etwas weiter hinten als links (s. Textfig. 26). Es sind jederseits zwei sehr weite, schlitzförmige Ostien vorhanden. — Die Dotterarterie entspringt sehr weit vorn, drängt den Anfang der rechten Vorniere sichtlich zusammen und hat nur eine einzige Wurzel. Auf Taf. XIV Fig. 4 ist ein Schnitt durch das zweite Vornierenostium dieses Embryo gezeichnet. Von anderen, die Vorniere nicht betreffenden Eigenthümlichkeiten dieses Schnittes erwähne ich nur, dass rechts neben der Pankreasanlage (*pc*) der Anfang der Spiralklappe und in dem Bindegewebe derselben (bei *a.m*) der Querschnitt der Arteria mesenterica zu sehen ist. Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass diese Arterie ein Ast der Dotterarterie ist; der Stamm der Dotterarterie wäre also jetzt richtiger als Art. omphalo-mesenterica zu bezeichnen. Ich halte das in den Textfig. 24—26 von der Wurzel der Dotterarterie nach hinten ziehende Gefäß für die Mesenterialarterie. — In einiger Entfernung vom Pankreas liegt linkerseits die Vena omphalo-mesenterica (*v.om*).

In mancher Hinsicht eigenartige Verhältnisse bietet ein Embryo von ungefähr 70 Urwirbeln. Die Besonderheiten beziehen sich indess weniger auf die Vorniere selbst, als auf die Gefäße (vgl. Textfig. 27). Die Vorniere ist auf beiden Seiten ziemlich gleichmäßig entwickelt; sie besitzt jederseits zwei Ostien, von denen das erste lang, schlitz-

förmig, das zweite sehr kurz ist. Linkerseits ist aber das erste Ostium durch einen sehr dünnen, nur auf einem einzigen Schnitte sichtbaren Epithelstrang unterbrochen. Die sonstigen kleinen Differenzen zwischen rechts und links sind aus der Rekonstruktion ersichtlich. — Die Dotterarterie entspringt mit einer einfachen Wurzel und wendet sich zunächst fast direkt nach außen und unten, um erst in einiger Entfernung von der Mittelebene im Bogen nach vorn umzubiegen. Eine Strecke weit vor dem Abgang der Dotterarterie,

Fig. 27.

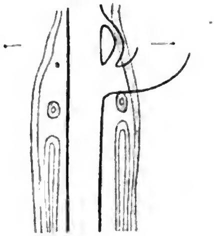


Fig. 28.

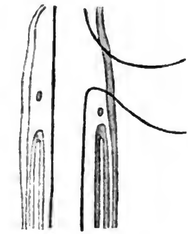


Fig. 29.

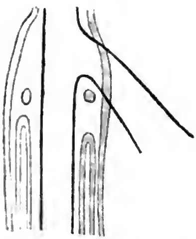
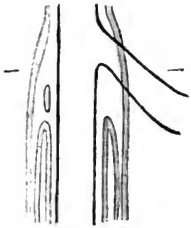


Fig. 30.



in einer Querschnittsebene mit dem vordersten Ende des ersten rechten Vornierenostiums, entspringt aus der Aorta ein kleines Gefäß, das sich nach außen und unten wendet, um, allseitig von kubischem Peritonealepithel bekleidet, durch den dorsalen Theil der Leibeshöhle im Bogen nach außen, unten und hinten zu ziehen und schließlich in den Anfang der Dotterarterie einzumünden. Diese Gefäßschlinge verläuft also zwischen dem ersten Vornierenostium und dem Gekröse. Ich bin mir nicht ganz klar, wie dieselbe zu

deuten ist. Am nächsten dürfte wohl der Gedanke liegen, dass sie von der ersten Vornierenarterie abzuleiten sei, welche ausnahmsweise ihre Selbständigkeit bewahrt haben und als kleines Gefäß zurückgeblieben sein müsste. Dafür würde auch der Umstand sprechen, dass bei diesem Embryo der Ursprung der Dotterarterie so weit nach hinten verlegt ist. Andererseits dürfte auch die Annahme nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisen sein, dass die fragliche Gefäßschlinge eine Neubildung sei. Man könnte geltend machen, dass es doch recht schwer zu verstehen wäre, wenn bei allen Embryonen von 50—70 Urwirbeln die erste Vornierenarterie mit in die Bildung der Dotterarterie aufgegangen und nun mit einem Male wieder als selbständiges Gefäß erhalten geblieben sein sollte. Gleichviel, ob man sich für die eine oder andere Annahme entscheidet, immer wird man bedenken müssen, dass die Arterie von der Aorta kommt und in die Dotterarterie mündet, dass sie also einen ganz und gar anderen Verlauf hat, als ihn eine Schlinge eines Vornierenglomerulus haben müsste.

Aber auch abgesehen von dieser Gefäßschlinge, zeigt die rechte Vorniere unseres Embryo noch eine Besonderheit. Distal von der Einmündnngsstelle dieses kleinen Gefäßes in die Art. vitellina sieht man von dem Peritonealepithel, welches die Wurzel der Dotterarterie an ihrer rechten Seite überkleidet, einen dünnen Gewebsstrang nach außen gegen das erste Vornierenostium ziehen, um sich zunächst mit der medialen und dann auch mit der lateralen Lippe dieses Ostiums zu verbinden. Es legt sich also dieser Gewebsstrang schief über das erste Vornierenostium hinweg. — Bei der großen Bedeutung, welche der Gefäßschlinge beigemessen wurde (wovon noch bei der Besprechung der Litteratur die Rede sein soll), habe ich auf Taf. XIV Fig. 5 einen Schnitt aus dieser Serie abgebildet, welcher die Gefäßschlinge gerade dort trifft, wo sie frei durch die Leibeshöhle zieht. Man sieht an diesem Bilde zunächst auf beiden Seiten das Vorderende des ersten Vornierenostiums (*O*[I]) und medial davon die Urwirbelkommunikation des betreffenden Mesodermsegmentes (*uwc*). Rechterseits (links in der Figur) ist die Leibeshöhle sehr viel geräumiger als links, und in diesem Theil der Leibeshöhle sieht man, nur von einem einschichtigen, kubischen Epithel überkleidet, einen Gefäßquerschnitt (*gf*). Geht man in der Serie nach vorn, so sieht man dieses Gefäß mit der Aorta in Verbindung treten, geht man nach hinten, so sieht man es sich mit der Dotterarterie vereinigen, von der an dem abgebildeten Schnitt natürlich noch nichts zu sehen

sein kann. — Ich habe außerdem von der linken Vorniere dieses Embryo ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 2 in der Ansicht von der medialen (Fig. 2 *A*) und ventralen Seite (Fig. 2 *B*) abgebildet. Hier interessirt uns nur das zweite Bild, das uns die dorsale Wand der Leibeshöhle im Bereiche der Vorniere zeigt. Wie an dem Modell von dem Embryo mit 62 Urwirbeln (Fig. 1 *C*), sehen wir auch hier zwei Reihen von Ostien neben einander: eine mediale, welche den Urwirbelkommunikationen (*uc*) und eine laterale, welche den Vornierenostien (O^I und O^{II}) entspricht. Das erste, schlitzförmige Vornierenostium ist durch den früher erwähnten Epithelstrang (*s*) in eine vordere und hintere Hälfte getheilt. Ob dieser Epithelstrang, wie es immerhin wahrscheinlich ist, einem Rest eines Septums zwischen zwei Vornierenostien entspricht, mag dahingestellt bleiben.

Bei einem Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln (vgl. Textfig. 28) besitzt die Vorniere jederseits zwei Ostien, welche im Allgemeinen wie bei dem vorhergehenden Embryo beschaffen sind. Nur sind die beiden Ostien jeder Vorniere nur mehr durch sehr dünne Epithelbrücken von einander geschieden. Das zweite Ostium der rechten Seite ist sehr viel kleiner als das der linken. Das vorderste Ende des ersten linken Ostiums liegt in einer Querschnittsebene mit der hinteren Hälfte der Leber; auf der rechten Seite beginnt es etwas weiter hinten. Die rechte Vorniere erstreckt sich also wieder etwas weniger weit nach vorn als die linke. Auf beiden Seiten reicht aber die Vorniere nach vorn weit über die Pankreasanlage hinaus. — Die Dotterarterie entspringt mit einer einfachen Wurzel, wendet sich zunächst nach unten und sogar etwas nach hinten, um dann, wie früher, um die Hinterfläche der Anlage des rechten Leberlappens zum Dotter zu ziehen. Eine Gefäßschlinge wie beim vorigen Embryo ist weder rechts noch links zu sehen. Aus dem Gesagten geht hervor, dass die Dotterarterie in demselben Maße, als die Leber an Umfang gewinnt, aus ihrer ursprünglichen Richtung abgelenkt wird; während sie Anfangs nach vorn und außen, dann direkt nach außen zog, verläuft sie jetzt zunächst nach hinten und außen, um erst in einiger Entfernung von der Aorta nach vorn umzubiegen.

Ich schalte hier ein, was ich an einem Embryo von Scyllium catulus mit 75—76 Urwirbeln — leider dem einzigen Scylliumembryo, an dem ich die Vorniere untersuchen konnte — gefunden habe. Wenn auch die Vorniere dieses Embryo wesentlich eben so gebaut ist, wie bei Pristiurus, so geben doch die Querschnitte so

eigenthümliche Bilder, dass man, wenn man an die Querschnittsbilder von Pristiurus gewohnt ist, Anfangs etwas Mühe hat, sich an ihnen zurecht zu finden. Ich bin überzeugt, dass eine genaue Untersuchung der Entwicklung von Scyllium manches Detail kennen lehren wird, das von allgemeinem Interesse ist. Die Vorniere des erwähnten Embryo zeigt auf beiden Seiten denselben Bau, in so fern sie auf beiden Seiten drei Ostien besitzt, von denen das erste das größte, das letzte das kleinste ist. Was den Querschnittsbildern etwas Befremdendes giebt, ist auch nicht die Vorniere selbst, sondern sind die Gefäße. Die Dotterarterie entspringt wie bei Pristiurus von der rechten Seite der Aorta, setzt sich aber jetzt noch aus zwei Wurzeln zusammen, einer vorderen stärkeren und einer hinteren schwächeren; von der letzteren zieht ein Gefäß nach hinten, das wahrscheinlich als Gekrösarterie zu deuten ist. Linkerseits entspringt in gleicher Höhe mit der vorderen Wurzel der Dotterarterie von der Aorta ein ziemlich weites Gefäß, welches, nur von Peritonealepithel umschlossen, eine kurze Strecke weit frei durch den dorsalen Theil der Leibeshöhle zieht, um sich unterhalb der medialen Lippe des ersten Vornierenostiums, wie es scheint, in die hintere Kardinalvene zu ergießen. Ich habe auf Taf. XV Fig. 6 ein Querschnittsbild dieses Embryo gezeichnet, das uns beiderseits das erste Ostium (O^{I}), rechts die vordere Wurzel der Art. vitellina (art_1) und links die Wurzel jenes kleinen Gefäßes (*gf*) zeigt, dessen Verlauf so eben beschrieben wurde. — Aber auch auf der rechten Seite zeigt die Serie noch ein Verhalten, welches von dem bei Pristiurus abweicht. Unmittelbar hinter dem dritten Ostium zieht nämlich hier eine, mit einer deutlichen Epithelzotte besetzte Peritonealduplikatur von der rechten Seite des Mesenteriums nach außen, um sich derart mit der Somatopleura zu verbinden, dass dadurch eine nach vorn offene Nische der Leibeshöhle abgegrenzt wird. Obwohl ich dieser Bildung keine größere Bedeutung zuschreiben möchte, erwähne ich sie doch, damit künftige Untersucher ihre Aufmerksamkeit darauf richten.

Ein Pristiurusembryo mit 76 Urwirbeln zeigt jederseits zwei Vornierenostien, die im Wesentlichen so beschaffen sind wie bei dem Embryo mit 74 Urwirbeln (vgl. Textfig. 29). Auffallend ist die Enge des zweiten linken und die Weite des zweiten rechten Ostiums. Wie früher, reicht die linke Vorniere etwas weiter nach vorn als die rechte. Auffallend sind ferner noch zwei Zellbrücken auf der rechten Seite, von denen die erste in der Höhe des Vorderendes des ersten, die zweite hinter dem Hinterende des zweiten Ostiums gelegen

ist. Die erste zieht von der medialen Seite des Vornierenostiums zur Aorta, die zweite von der dorsalen Wand der Leibeshöhle zur Wurzel des Gekröses. Irgend eine Bedeutung scheinen diese Zellbrücken nicht zu besitzen. — Die Dotterarterie entspringt mit einfacher Wurzel aus der Aorta und zieht zunächst nach hinten und unten um die hintere Fläche des rechten Leberlappens herum.

Ein Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln zeigt rechts nur ein, links zwei Vornierenostien (vgl. Textfig. 30). Die große Länge des rechten Ostiums im Vergleich mit den beiden der linken Seite lässt es wohl nicht zweifelhaft erscheinen, dass das rechte Ostium aus der Verschmelzung von zwei Ostien, die denen der rechten Seite entsprochen haben werden, entstanden ist. Die Dotterarterie verhält sich fast genau so wie bei dem zuletzt besprochenen Embryo. — Einen Schnitt aus dieser Serie habe ich auf Taf. XIV Fig. 6 abgebildet. Derselbe trifft das erste linke Ostium nahe seinem hinteren Ende und das einfache Ostium der rechten Seite etwas vor seiner Mitte. Über die Vorniere zieht auf beiden Seiten fast horizontal die Urwirbelkommunikation hinweg, um bei *uc* in die Leibeshöhle zu münden. An der dorsalen Wand der Leibeshöhle liegen also hier jederseits zwei Ostien neben einander: ein mediales, das Ostium der Urwirbelkommunikation, und ein laterales, das Vornierenostium. Dorsal von der Urwirbelkommunikation ist jederseits der Querschnitt der hinteren Kardinalvene (*v.c.p*) zu sehen. Die Dotterarterie (*art*) ist schief durchschnitten; das sie umhüllende Gewebe verbindet sich ventralwärts mit der Hinterfläche der Anlage des rechten Leberlappens; die rundliche Zellmasse, welche dorso-medial von der Dotterarterie gelegen ist, halte ich für eine Zottenbildung ohne besondere Bedeutung; das kleine, in dieser Zellmasse enthaltene Lumen umschließt, wie ich ausdrücklich betone, keinen Gefäßquerschnitt.

Von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 3 *A* und *B* von der medialen und ventralen Seite abgebildet. Hier interessirt uns nur die zweite Ansicht (3 *B*), welche uns die beiden Vornierenostien (O^I und O^{II}) und die Ostien der Urwirbelkommunikationen (*uc*) zeigt. Letztere werden uns später noch eingehend beschäftigen. Hinsichtlich der Vornierenostien bemerken wir, dass das zweite der Mittellinie näher liegt als das erste.

An einem Embryo mit ungefähr 83 Urwirbeln sind beiderseits wieder zwei Vornierenostien vorhanden, die aber sehr dicht hinter einander liegen und nur durch ungemein schmale Septen von ein-

ander getrennt sind (vgl. Textfig. 31). Rechts reicht die Vorniere weiter nach hinten als links, erstreckt sich aber wieder weniger weit nach vorn. Das erste linke Vornierenostium ist sehr viel tiefer als das rechte. — Auffallend ist, dass der Ursprung der Dotterarterie so weit nach hinten verlegt ist. In ziemlich großer Entfernung von ihr scheint von der Aorta, ähnlich wie bei dem Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln (Textfig. 27), eine Gefäßschlinge abzugehen, um

Fig. 31.

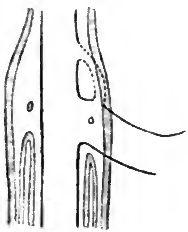


Fig. 32.

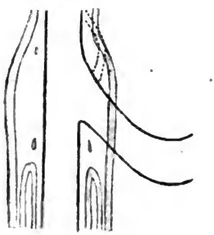


Fig. 33.

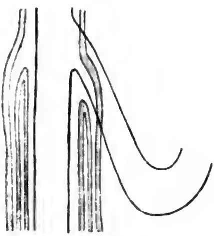
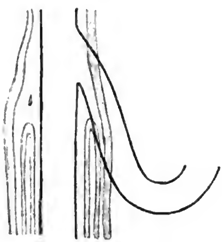


Fig. 34.



sich später mit der Wurzel der Dotterarterie zu verbinden; sie ist in der Rekonstruktionszeichnung mit punktirten Linien angegeben. Es scheinen also hier ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, wie in dem früher erwähnten Fall.

Von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 4 *A* in dorsaler und Fig. 4 *B* in ventraler Ansicht abgebildet. Die dorsale

Ansicht zeigt Vorniere (*vn*) und Vornierengang (*vng*) wieder in so innigem Zusammenhang, dass sich eine Grenze zwischen beiden nicht angeben lässt; nur der Vergleich mit der ventralen Ansicht lässt erkennen, dass diese Grenze ungefähr an die mit × bezeichnete Stelle zu verlegen ist. Die ventrale Ansicht zeigt die beiden Vornierenostien (O^I und O^{II}) und lehrt, dass dieselben derart gegen einander verschoben sind, dass das erste weit lateral, das zweite medial gelegen ist. Alle anderen Eigenthümlichkeiten dieser Bilder werden uns noch bei der Beschreibung der Urniere beschäftigen.

Ein Embryo mit 87 Urwirbeln zeigt beiderseits zwei Vornierenostien, die wieder nur durch sehr dünne Zellbrücken von einander geschieden sind (Textfig. 32). Das zweite Ostium ist jederseits sehr kurz. In der Nähe des Vorderendes des ersten linken Ostiums schieben sich ein paar Zellen vor, die auch in der Rekonstruktion angedeutet sind; dieselben besitzen wohl sicher keine weitere Bedeutung. Die Dotterarterie entspringt mit einfacher Wurzel. Vor ihrem Abgang von der Aorta zieht von der rechten Seite des Mesenteriums ein Gewebsstrang frei durch die Leibeshöhle im Bogen nach hinten zur Wurzel der Dotterarterie. Dieser Strang ist in Textfig. 19 durch Punkte angedeutet. Er enthält kein Gefäß.

Ein Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln ist der jüngste, der jederseits nur ein einfaches Ostium besitzt (Textfig. 33). Dasselbe ist zugleich erheblich kürzer als die Ostien früherer Stadien. Vom Vorderende des Ostiums erstreckt sich, wie übrigens auch, wenngleich in geringerem Grade, schon bei jüngeren Embryonen, verdicktes Peritonealepithel eine lange Strecke weit nach vorn. Das Ostium ist gegen dieses Epithel ganz allmählich ausgeflacht. — Die Dotterarterie wendet sich stark nach hinten, um den größer gewordenen rechten Leberlappen von hinten her zu umkreisen.

Ein Embryo mit 95 Urwirbeln zeigt rechts ein einfaches, links ein getheiltes Ostium (Textfig. 34). Die beiden Ostien der linken Seite sind viel länger als das einfache der rechten Seite. Über die Ostien hinaus nach vorn findet sich wieder verdicktes Peritonealepithel. Beide Ostien sind länger als die des vorigen Embryo, aber sehr viel kürzer als die des Embryo mit 87 Urwirbeln. — Die Art. vitellina hat gleichen Verlauf wie beim Embryo mit 94 Urwirbeln. Die Vornieren liegen jetzt in denselben Querschnittsebenen wie die vorderen zwei Drittel der Leber. — Nach einem Plattenmodell der linken Vorniere dieses Embryo sind auf Taf. XVI Fig. 5 *A* und *B* eine Ventral- und eine Dorsalansicht gegeben. Wie man aus Fig. 5 *B* ersieht, ist das

zweite Ostium hier viel weniger medianwärts verschoben als in dem Fall von Fig. 4 *B*. —

Bei den nun folgenden Embryonen war ich nicht mehr im Stande die Urwirbel genau zu zählen; ich muss daher, so weit ich es versäumt habe, die Länge zu messen, ein paar Worte zur genaueren Charakterisirung beifügen.

Der erste dieser Embryonen besitzt mindestens 100, aber jedenfalls nicht viel mehr Urwirbel. Der Ramus lateralis vagi reicht über zwanzig Segmente. Am ersten Kiemenbogen sitzt als erste Andeutung der Spritzlochkieme ein kleines Knötchen; eben so trägt auch der sechste Kiemenbogen ein kleines Knötchen. Dieser Embryo zeigt rechterseits zwei, linkerseits ein Ostium. Das zweite

Fig. 35.

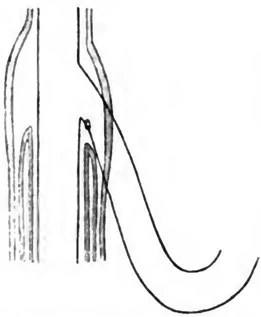
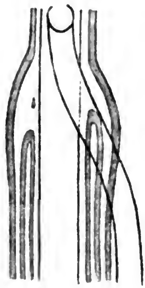


Fig. 36.



Ostium der rechten Seite ist sehr kurz und nur durch eine dünne Zellbrücke vom ersten getrennt (Textfig. 35). Vom vorderen Ende beider Vornieren breitet sich das Epithel ziemlich weit über die Umgebung aus. — Das vordere Ende der Vornieren liegt jetzt in einer Querschnittsebene mit dem Sinus venosus und dem hinteren Ende des Ösophagus; wie bei fast allen jüngeren Embryonen reicht die linke Vorniere weiter nach vorn als die rechte. — Die Dotterarterie zeigt gleichen Ursprung und Verlauf wie bei den zwei zuletzt besprochenen Embryonen. Unmittelbar hinter ihrem Abgang von der Aorta ist das dorsale Mesenterium in einer Länge von ungefähr 0,05 mm unterbrochen; es findet sich also hier im Mesogastrium ein Loch.

Bei einem etwas älteren Embryo, dessen Spritzlochkieme aus

vier kleinen Knötchen besteht und bei dem der rechte Kiemenbogen an seinem Hinterrande drei kleine Knötchen trägt, ein Embryo, der ungefähr 17 mm lang war, sind links zwei, rechts ein einfaches Ostium vorhanden (Textfig. 36). Die beiden Ostien der linken Seite sind aber nur durch eine dünne Zellbrücke von einander geschieden; sie sind auf Taf. XVI Fig. 6 *B*, welche ein Plattenmodell von der ventralen Seite zeigt, zu sehen. Das verdickte Peritonealepithel, welches sich über die Ostien nach vorn erstreckt, breitet sich ausnahmsweise bei diesem Embryo auf der rechten Seite weiter aus als links. — Die Dotterarterie entspringt rein ventral von der Aorta und zugleich schon sehr weit vorn. Sie bleibt nach ihrem Ursprung noch längere Zeit rein ventral von der Aorta liegen, so dass man auf Querschnitten zwei Lumina verschiedener Weite über einander trifft: oben die Aorta, unten die Art. vitellina. Sodann läuft sie durch die rechte Hälfte der Leibeshöhle, im Allgemeinen so wie früher, nach hinten um den rechten Leberlappen herum.

Ein Embryo, der im konservirten Zustande 19 mm maß und bei welchem am Spritzloch fünf, am letzten Kiemenbogen mindestens sieben Kiemenfäden standen, besaß jederseits nur ein einfaches Ostium. Dasselbe hatte sich weit von der Medianebene entfernt, war nach außen gerückt und lag seitlich vom Ösophagus. Einen Schnitt durch diesen Embryo habe ich auf Taf. XIV Fig. 7 abgebildet. Man sieht hier zunächst in der Mitte des Bildes den Ösophagus (*oe*), dessen innere Epithelbekleidung nur an den Seiten kleine Lumina erkennen lässt. Der Ösophagus hängt an einem kurzen Gekröse. Rechts und links von ihm münden die beiden Vornierenostien (*O*) in die Leibeshöhle; das Epithel der Ostien ist stark verdickt und dieses verdickte Epithel setzt sich von den Ostien aus noch eine Strecke weit ventralwärts fort. Von Gefäßen sieht man in der Mitte die Aorta (*ao*) und unter ihr, nur wenig nach rechts verschoben, die Art. vitellina (*A.vit*); in einiger Entfernung davon rechts und links die hinteren Kardinalvenen (*v.c.p*), welchen dorso-medial sympathische Ganglien aufgelagert sind. In der ventral vom Ösophagus gelegenen Gewebsmasse, welche, wie Sagittalschnitte lehren, die Leber mit dem Sinus venosus des Herzens verbindet, sind die weiten Lichtungen der beiden Lebervenensinus (*lv*) zu sehen.

Ein Embryo von 22,5 mm Länge zeigte wesentlich dieselben Verhältnisse; nur waren die beiderseits einfachen Ostien noch mehr ventralwärts gewandert. Das Ostium der linken Seite dieses Embryo

ist auf Taf. XVI Fig. 7 *B* nach einem Plattenmodell gezeichnet; es ist sichelförmig und wendet sich von außen und unten nach innen und oben.

Bei einem Embryo von 25,3 mm Länge sind die Ostien bereits um den Ösophagus herumgerückt und liegen an dessen ventraler Seite. Sie benutzen bei ihrer Wanderung das Septum, welches von der ventralen Fläche des Ösophagus zur dorsalen Seite der Einmündungsstelle der beiden Lebervenen in den Sinus venosus zieht. In dieses Septum sind zugleich die Lebervenen eingeschlossen.

Bei einem Embryo von 27 mm Länge haben sich die beiden Ostien bis zur Berührung genähert, sind aber noch nicht mit einander verschmolzen. Der Querschnitt, der uns diese Verhältnisse zeigt (Taf. XIV Fig. 8), bietet auch noch in anderer Hinsicht Interessantes und empfiehlt sich dadurch zur genaueren Betrachtung. Zunächst sehen wir wieder den Ösophagus (*oe*), in dessen Wand schon eine deutliche Muskelschicht (*m*) zur Entwicklung gekommen ist. Außen liegt dieser Muskelschicht der Ramus intestinalis vagi auf (*vg*), der bekanntlich dem Stamm des Vagus bei höheren Thierformen entspricht. Ventral vom Ösophagus sieht man den Querschnitt einer kleinen, flachen Höhle (lh_1); es ist dies jener Theil der Leibeshöhle, welcher sich distalwärts in die Peritonealhöhle, proximalwärts in die Perikardialhöhle fortsetzt, welcher also die beiden, ursprünglich in weiter Verbindung stehenden Theile der Leibeshöhle mit einander in Kommunikation bringt. Dorsal vom Ösophagus ist die Aorta (*ao*) und neben ihr rechts und links der Grenzstrang des Sympathicus (*sy*) zu sehen; daran schließen sich die Schiefschnitte der Kardinalvenensinus (*v.c.p*), welche gerade nach außen vom Ösophagus gelegen sind. Endlich ist noch der proximale Theil der Peritonealhöhle (*lh*) mit dem Anschnitt der Leber (*l*) zu sehen. Die Vornierengänge (*t*) ziehen von der ventro-lateralen Seite des Ösophagus an der Außenseite der Lebervenen (*lv*) vorüber nach innen und unten und legen sich in der Mittellinie an einander, ohne aber mit einander zu verschmelzen.

Eine Verschmelzung der Ostien ist erst bei Embryonen von 30 und 31 mm Länge eingetreten. Die Lage des gemeinsamen Ostiums an der hinteren, der Leber zugewendeten Fläche des Zwerchfells ist aus Fig. 7 Taf. XV, welche einen Sagittalschnitt durch einen Embryo von 31 mm Länge darstellt, zu ersehen.

Wer die im Vorhergehenden mitgetheilten Beobachtungen aufmerksam prüft, wird finden, dass es zwar leicht ist, die Hauptresultate derselben kurz zusammenzufassen, aber ungemein schwer, für die zahlreichen Details einen präcisen Ausdruck zu finden. Die Hauptresultate lassen sich in folgende drei Sätze zusammenfassen: 1) die Vornieren werden zu den proximalen Enden der Tuben; 2) die Tubenostien leiten sich von den Vornierenostien ab und 3) die Dotterarterie entwickelt sich aus den Vornierenarterien der rechten Seite. In dieser ganz allgemein gehaltenen Fassung stimmen meine Resultate ziemlich gut mit den Resultaten der früheren Untersucher, namentlich VAN WIJHE's und RÜCKERT's, überein. Im Detail ergeben sich aber mancherlei nicht unwichtige Abweichungen.

Die erste Frage, die wir uns vorzulegen haben, geht dahin, ob eine Verschmelzung der Vornierenostien stattfindet oder nicht; ferner, wenn sie stattfindet, in welcher Ausdehnung. VAN WIJHE geht über diese Frage ziemlich rasch hinweg; er beschreibt die Rück- und Umbildung der Vorniere an Pristiurusembryonen von 55, 71, 73 und 76 Urwirbeln und an Scylliumembryonen von 57 und 60 Urwirbeln und findet bei den drei jüngsten Embryonen jederseits drei, bei dem nächstfolgenden auf einer Seite drei, auf der anderen zwei und bei den zwei ältesten auf einer Seite ein, auf der anderen zwei Ostien; da er sich zugleich davon überzeugte, dass die Ostien allmählich näher an einander rücken, so glaubt er mit den Worten schließen zu dürfen: »Hiermit achte ich den Beweis der Verschmelzung der Ostia für erbracht und erspare dem Leser die Beschreibung der weiteren Stadien, welche alle mit den erwähnten übereinstimmen. Nach der Periode mit 90 Somiten ist beiderseits stets nur ein Ostium vorhanden« (l. c. pag. 478).

Ganz anders lauten die Angaben RÜCKERT's. Nach ihm sollen sich proximaler und distaler Abschnitt der Vorniere in differenter Weise weiter entwickeln. Der proximale Abschnitt soll eine Rückbildung erfahren, indem die beiden ersten Divertikel verstreichen und endlich ganz verschwinden; der distale dagegen soll sich vom Mesoderm allmählich abschnüren. Da diese Abschnürung »anfänglich eine partielle, unterbrochene ist, so erzeugt sie zunächst einen geschlossenen Kanal, welcher durch getrennte Öffnungen mit der Leibeshöhle kommunicirt, also eine Bildung, welche sich mit der fertigen Vorniere anderer Wirbelthiere vergleichen lässt«. — »Dieser doppelte Process, der Schwund des proximalen und die Abschnürung des distalen Abschnittes« soll »schließlich eine Form der ganzen

Ausbildung herbeiführen, welche bei den Selachiern zeitlebens persistirt.« Von der ganzen Vornierenanlage soll nur »ungefähr die Mitte« erhalten bleiben und zur Tubenöffnung werden. Da nun Rückert »die vordere Hälfte der Vorniere durch Schwund verloren gehen«, die hintere »sich von der Leibeshöhle total abschnüren und zum vorderen Theil des primären Urnierenganges« werden lässt, so kann er auch keine Verschmelzung der ursprünglichen Ostien annehmen, sondern nur glauben, dass eines der mittleren Ostien erhalten bleibe und zur Tubenöffnung werde. Ich muss übrigens gestehen, dass mir die ganze Darstellung Rückert's ziemlich unverständlich geblieben ist; es würde mir daher auch sehr schwer werden, auf die Details seiner Angaben einzugehen. Ich bin überzeugt, dass die Darstellung viel klarer, aber auch wesentlich anders hätte ausfallen müssen, wenn Rückert sich entschlossen hätte, Rekonstruktionen irgend welcher Art auszuführen.

Meine Untersuchungen haben gezeigt, dass die Zahl der Vornierenostien mit fortschreitender Entwicklung abnimmt in der Weise, dass Anfangs vier, dann drei, später zwei und schließlich nur ein Ostium jederseits vorhanden sind; sie haben ferner gezeigt, dass die Ostien allmählich näher an einander rücken, so dass sie sich in späteren Stadien auf eine geringere Zahl von Segmenten vertheilen als in früheren. Muss sich schon aus diesen beiden Thatsachen, die zum Theil schon van Wijhe bekannt waren, mit großer Wahrscheinlichkeit der Schluss ergeben, dass eine Verschmelzung der Vornierenostien stattfindet, so wird diese Wahrscheinlichkeit zur Gewissheit durch die Beobachtung, dass zuweilen ein einfaches Ostium sich über dieselbe Strecke ausdehnt, die früher von zwei Ostien eingenommen wurde. Damit ist aber keineswegs gesagt, dass immer und ausnahmslos alle Ostien mit einander verschmelzen müssen; es ist sehr wohl denkbar, dass sich zuweilen einzelne Ostien schließen und verschwinden, ohne mit den anderen zu verschmelzen. Für diese Möglichkeit spricht bis zu einem gewissen Grade auch der Umstand, dass die Vornieren der Selachier oder wenigstens die Vornieren von Pristiurus einer ziemlich weitgehenden Variabilität unterworfen sind. Diese Variabilität muss Jedem auffallen, der meine Rekonstruktionen aufmerksam betrachtet. Wir können zwar mit einiger Bestimmtheit sagen, dass ein Embryo mit 60—70 Urwirbeln nur ganz ausnahmsweise mehr als drei und weniger als zwei Ostien besitzen wird, oder ein Embryo mit 70—80 Urwirbeln nur ausnahmsweise mehr als zwei oder aber beiderseits nur ein einfaches Ostium; aber wir können

z. B. nicht sagen, dass ein Embryo mit 75 Urwirbeln, wenn er sonst normal entwickelt ist, jederseits zwei Ostien besitzen müsse.

Diese Variabilität kommt auch in sehr auffälliger Weise in dem Verhalten der Dotterarterie zum Ausdruck. Schon im ersten Kapitel wurde darauf hingewiesen, dass die Art, in welcher sich die Vornierenarterien zur Dotterarterie zusammensetzen, keine ganz bestimmte ist, und das Gleiche hat auch die Untersuchung der späteren Stadien gelehrt. Wohl in den meisten Fällen dürften sich die drei ersten Vornierenarterien definitiv zur Dotterarterie zusammensetzen. Die zwei oder drei, Anfangs völlig getrennten Wurzeln rücken später, indem sie sich erweitern, näher an einander, bis es schließlich zu einer vollständigen Verschmelzung kommt. Hier haben wir also eines jener seltenen Beispiele vor uns, dass eine später einfache Arterie aus der Verschmelzung mehrerer Arterien hervorgeht. Diese Thatsache ist van Wijhe und Rückert ganz entgangen; beide leiten die Dotterarterie von einer einzigen Vornierenarterie ab und lassen die anderen zu Grunde gehen. Ich habe guten Grund zu der Annahme, dass für Torpedo ganz Ähnliches gilt wie für Pristiurus.

Van Wijhe theilt mit, dass das Ostium abdominale des Vornierenganges allmählich nach hinten rücke; er findet es bei einem Embryo von 17 mm Länge in der Querregion des sechsten, bei einem Embryo von 24 mm Länge in der Querregion des achten und bei einem Embryo von ungefähr 30 mm Länge in der Querregion des neunten Spinalganglions. Damit stimmt ungefähr überein, was ich mir darüber notirt habe; ich finde es bei einem Embryo von 19 mm Länge in der Querregion des fünften, bei einem Embryo von 25 mm Länge in der Querregion des siebenten und bei einem Embryo von 30 mm Länge in der Querregion des neunten Spinalganglions. Nun besitze ich unter meinen Skizzen aus früherer Zeit eine solche eines Pristiurusembryo mit 99—100 Urwirbeln, auf welcher ich notirt habe, dass das erste, deutlich als solches erkennbare Spinalganglion in der Höhe des fünften Urwirbels gelegen sei. Daraus würde sich nach einer von mir ausgeführten Berechnung, die ich aber, weil ich dem Gegenstande keine allzu große Wichtigkeit beimesse, nicht hierhersetzen will, eine Verschiebung um mindestens fünf Segmente ergeben. — Viel wichtiger als diese Verschiebung gegenüber den Urwirbeln scheint mir die Verschiebung gegenüber den Baucheingeweiden zu sein. Ich habe in der ersten Fortsetzung der Theorie des Mesoderms erwähnt, dass bei Embryonen mit 63 Urwirbeln die Leberanlage im Bereiche des vierten und fünften und die Pankreas-

anlage im Bereiche des sechsten und siebenten Urwirbels liege; im Bereiche des siebenten bis zehnten Urwirbels aber liegt die Vorniere. Nun erfolgt eine Verschiebung nicht bloß in der Weise, dass Leber und Pankreas mehr und mehr nach hinten wachsen, sondern dass sie sich in toto nach hinten verschieben, so dass, wie wir gesehen haben, das Ostium abdominale des Vornierenganges schließlich proximalwärts von der Leber zu liegen kommt. Mit diesen Verschiebungen hängt auch die Ablenkung der Dotterarterie aus ihrer ursprünglichen Richtung aufs innigste zusammen. So lange die Leber vor der Vorniere liegt und klein ist, kann die Dotterarterie schief nach vorn und unten ziehen; wenn sich die Leber nach hinten schiebt und vergrößert, wird die Dotterarterie mehr und mehr aus dieser Richtung abgelenkt; selbstverständlich kann sie aber nie vor der Leber verlaufen, sondern wird stets den rechten Leberlappen von hinten umkreisen müssen.

Die Vorniere der Selachier ist ein rudimentäres Organ und damit mag es im Zusammenhang stehen, dass sie keinen Glomerulus besitzt. Allerdings haben sich sowohl RÜCKERT als VAN WIJHE bemüht, Glomeruli nachzuweisen; doch ist ihnen dieser Nachweis meines Erachtens nicht gelungen. Nach RÜCKERT sollen die Glomeruli Ausbuchtungen der Vornierenarterien sein; er sagt, das Gefäß (nämlich eine Vornierenarterie) laufe »nicht einfach an der Vornierenfalte vorbei, sondern buchte sich gegen deren offene Basis etwas aus und treibe dabei eine solide, aus Rund- und Spindelzellen bestehende Sprosse ins Innere der Falte hinein«. »Diese von der medialen Peritonealwand in die Vornierenfalte hineinwachsende Gefäßsprosse stimmt so vollständig mit der ersten Anlage eines Vornierenglomerulus, wie sie von FÜRBRINGER für die Amphibien beschrieben und abgebildet wird, überein, dass ich kein Bedenken trage, diesen Vorgang als eine Glomerulusbildung aufzufassen« (pag. 240). Ich kann nun weder die große Übereinstimmung mit dem Vornierenglomerulus der Amphibien zugeben, den wohl Jeder aus eigener Anschauung kennt, noch kann ich finden, dass das von RÜCKERT beschriebene Gebilde die Bedingungen erfüllt, denen ein Vornierenglomerulus gerecht werden muss. Von einem solchen ist doch zum allermindesten zu verlangen, dass er eine Gefäßschlinge enthalte, die von der Aorta zur hinteren Kardinalvene führt. Eine einfache Ausbuchtung einer Arterie ist noch keine Gefäßschlinge, geschweige denn ein Glomerulus[1].

[1] RÜCKERT hat die Embryonen, denen die Schnitte der Figg. 16 und 18

Etwas vorsichtiger in der Deutung ist VAN WIJHE. Auch er hat den von RÜCKERT beschriebenen Strang gesehen, beschreibt ihn aber als einen »Theil der Scheidewand zwischen dem ersten und zweiten Ostium des Pronephros« (pag. 481) und sagt hinsichtlich der Gefäße dieses Stranges, »dass mit Sicherheit sowohl ein Zweig der Aorta (rechts an der Abgangsstelle der Dotterarterie oder ein wenig auf dieselbe gerückt) als der Vena cardinalis in denselben zu verfolgen waren«. Er hebt aber ausdrücklich die Schwierigkeiten hervor, die sich einer Deutung des Stranges als Vornierenglomerulus entgegenstellen, da ein Glomerulus »bis jetzt nie als ein an beiden Enden befestigter, frei durch die Leibeshöhle ziehender Strang beschrieben ist«[1]. Aus den Abbildungen scheint mir hervorzugehen, dass VAN WIJHE zwei ganz von einander verschiedene Gebilde für Glomeruli gehalten hat. Das Gebilde, das er auf der rechten Seite des Embryo der Fig. 6 *a* bis 6 *h* als Glomerulus bezeichnet, ist aller Wahrscheinlichkeit nach identisch mit dem Strang, den ich im Vorhergehenden von mehreren Embryonen beschrieben und auf Taf. XIV Fig. 5 und 6 abgebildet habe. Etwas Anderes scheint das Gebilde auf der linken Seite des Embryo zu sein; ein Gefäß dürfte es nach den Abbildungen wohl kaum einschließen. Wenn es, wie VAN WIJHE meint, wirklich ein Rest des Septums zwischen erstem und zweitem Vornierenostium ist, so giebt das doch noch nicht den geringsten Schein von Recht, es als Glomerulus zu deuten. Es müsste denn ein Glomerulus von höchst eigenartiger Bildung sein, der nicht das Geringste mit einem Vornierenglomerulus eines Teleostiers oder Amphibiums gemein hätte. — Ich kann daher weder die von RÜCKERT noch auch die von VAN WIJHE beschriebenen Gebilde für Vornierenglomeruli halten. Von Allem, was ich gesehen habe, möchte noch am ersten die auf der linken Seite des von mir beobachteten Scylliumembryo vorhandene Bildung als Andeutung eines Glomerulus

---

entnommen sind, entweder von hinten nach vorn geschnitten oder er hat die Schnitte verkehrt aufgelegt; es thut dies schließlich nicht viel zur Sache, aber es hätte erwähnt werden müssen, da es sehr störend wirkt. Die Fig. 18 kann auch nicht, wie es im Text heißt, zeigen, dass die Vornierenarterie »mit der rechten Subintestinalvene konfluirt« (pag. 239), denn das mit *g* bezeichnete Gefäß ist nicht die Subintestinalvene, sondern die Dotterarterie; von der Subintestinalvene ist auf dem Bilde nichts zu sehen. — Die Figur erinnert an meine Fig. 6 Taf. XIV.

[1] VAN WIJHE hält es für nöthig, für den Glomerulus der Vorniere den Namen Glomus einzuführen. Warum hält er es nicht für nöthig, auch für die Glomeruli der Nachniere oder des Metanephros einen neuen Namen zu machen?

aufzufassen sein. Der Befund steht aber zu isolirt, um darauf weitergehende Schlüsse zu bauen. Ich kann also nicht finden, dass man bisher bei den Selachiern etwas als konstante Bildung gefunden hat, was als Vornierenglomerulus gedeutet werden dürfte. —

Bekanntlich kann ein Organ nach einer bestimmten Richtung rudimentär werden und doch nach einer anderen Richtung funktionell thätig bleiben oder aber eine neue, ihm ursprünglich fremde Funktion übernehmen. In diesem Falle befindet sich die Vorniere der Selachier. Sie ist rudimentär, in so fern sie die Wiederholung eines harnbereitenden Organs ist, sie ist dagegen nicht rudimentär, in so fern sie zum proximalen Ende der Tube wird und dadurch zu dem Geschlechtsapparat in funktionelle Beziehung tritt. Rudimentäre Organe zeigen einen nicht unbeträchtlichen Grad von Variabilität; vielleicht hängt damit die Variabilität der Vorniere der Selachier zusammen.

Wenn wir Umschau halten, bei welchen Thieren die Vorniere gut ausgebildet ist, so gut, dass wir Grund zur Annahme haben, sie stehe eine Zeit lang in funktioneller Thätigkeit, und auf der anderen Seite, bei welchen Thieren sie rudimentär ist, so rudimentär, dass wir ihr unmöglich die Rolle eines harnbereitenden Organs zuschreiben können, so finden wir sie in dem ersten Fall bei den Petromyzonten, Ganoiden (Acipenser, Lepidosteus), Teleostiern und Amphibien, im zweiten Fall dagegen bei den Selachiern und allen Amnioten. Ganz im Allgemeinen könnten wir also, wenn die Selachier nicht entgegenständen, sagen, die Vorniere sei bei den niederen Wirbelthieren gut, bei den höheren schlecht entwickelt. Nun machen aber die Selachier eine merkwürdige Ausnahme; sie sind die einzige, tieferstehende Gruppe, deren Vorniere schlecht entwickelt ist, so schlecht, dass sie sogar von einem Forscher wie BALFOUR übersehen werden konnte[1]. Die Organisationsstufe, auf welcher die erwachsenen Thiere stehen, kann also für die Ausbildung der Vorniere nicht maßgebend sein; wohl aber die Organisationsstufe, auf welcher die Thiere geboren werden oder das Ei verlassen. Nun finden wir, dass alle jene

[1] Im »Handbuch der vergleichenden Embryologie«, Bd. II, pag. 621 u. ff. sagt BALFOUR: Die »merkwürdigste Eigenthümlichkeit (des Exkretionssystems der Selachier) ist der Mangel eines Pronephros«. »Die erste Anlage des Systems erscheint als knopfähnliche Vorragung des Mesoblasts, welche aus der Zwischenzellmasse nahe der Gegend des Hinterendes des Herzens seitlich vorspringt.« »Der Knopf ist das einzige Gebilde, das als Rudiment eines Pronephros betrachtet werden kann.«

Formen, die eine gut entwickelte Vorniere besitzen, als Larven oder aber sonst in ganz unreifem Zustande das Ei verlassen. Als Larven schlüpfen bekanntlich die Petromyzonten und Amphibien aus[1]; ganz unfertig, wenngleich nach der üblichen Terminologie nicht als Larven, kommen die Ganoiden und Teleostier zur Welt. Nun können wir uns nicht gut vorstellen, dass ein Wirbelthier oder überhaupt eine höher organisirte Thierform im Stande sein sollte, längere Zeit ein selbstthätiges Leben zu führen, ohne im Besitz eines stickstoffausscheidenden, harnbereitenden Organs zu sein. Die genannten Formen aber werden geboren, lange bevor es zur Entwicklung der Urnieren gekommen ist; das einzige harnbereitende Organ, das sie mit zur Welt bringen, ist die Vorniere, und diese wird nun entsprechend weiter gebildet; erst später, wenn die Urnieren in Funktion treten, schwinden sie oder treten wenigstens gegen diese in den Hintergrund. Die Selachier dagegen verlassen das Ei in einem Zustande, der sich von dem der erwachsenen Thiere nicht sehr weit entfernt; die Urniere ist nicht nur längst angelegt, sondern auch schon in allen ihren Theilen gut entwickelt und funktionsfähig. Es liegt daher kein Grund vor, wesshalb auch noch die Vorniere eine weitere Ausbildung erfahren sollte. Und ganz ähnlich verhalten sich die Amnioten. Wenn auch einzelne in unreifem Zustande geboren werden, so kommen sie doch alle in einem Zustande zur Welt, in welchem die Niere schon einen hohen Grad der Ausbildung besitzt. Es kann auch hier vorkommen, dass eines der embryonalen Harnorgane noch längere Zeit nach der Geburt in Funktion bleibt; dann ist es aber stets die Urniere, nie die Vorniere. So wissen wir, dass sich bei den Eidechsen die Urnieren erst im zweiten Lebensjahre zurückbilden, und SELENKA hat mitgetheilt, dass beim Opossum noch wochenlang nach der Geburt die Urniere in voller Thätigkeit getroffen wird[2].

[1] Einzelne Formen werden zwar in völlig ausgebildetem Zustande geboren, legen aber ein Larvenleben im Uterus zurück, wie z. B. Salamandra atra. Derartige Ausnahmen erschüttern daher nicht die Regel.

[2] Zu einer ganz ähnlichen Auffassung ist H. H. FIELD in seiner sehr lesenswerthen Abhandlung über die Vorniere der Amphibien gelangt. (»The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia«. Bull. of the Museum of comparative Zoology. Harvard College. Vol. XXI. No. 5. 1891.) Er spricht zunächst die Ansicht aus, dass sich die Vorniere als ein larvales Exkretionsorgan entwickelt habe und fährt dann fort: »In order to justify this position, it will be necessary to consider whether the pronephros is functional in those Vertebrates, which, viewed from this standpoint, would seem to re-

III. Der Vornierengang.

Es gilt gegenwärtig als eine, über allem Zweifel feststehende Thatsache, dass der Vornierengang der Selachier aus dem Ektoderm seine Entstehung nimmt. Meine Beobachtungen haben mir aber die Überzeugung aufgedrängt, dass er gerade so wie bei den meisten, ja wahrscheinlich bei allen Wirbelthieren, mesodermalen Ursprungs ist. — Die erste Anlage des Vornierenganges haben wir bei Pristiurus-Embryonen mit 34—35 Urwirbeln gefunden. Sie stellt einen, auf dem Querschnitt sichelförmigen Strang dar, der die Kuppen der einzelnen Hervorwölbungen der lateralen Mesodermlamelle, aus denen der Vornierenwulst zusammengesetzt ist, mit einander verbindet (Sammelrohr Rückert's). Bei einem der jüngsten Embryonen, welche diesen Strang zeigten, reichte er nicht über die hintere Grenze des dritten Vornierensegmentes hinaus. Bei einem anderen Embryo, der im Übrigen gleich weit entwickelt war, erstreckte er sich noch über das vierte Segment, ohne aber hier mit dem Vornierenwulst in Verbindung zu treten. Später bildet sich auch eine Verbindung des Stranges

quire this organ, and in such alone. For the present purpose, two methods of sexual reproduction may be distinguished: 1. that in which the mother spends her energy in producing a large number of offspring, which are early forced to care for themselves; and 2. that in which the mother produces a small number of eggs, and, either by giving to each a large quantity of reserve food yolk or by nourishing the young embryo within her own body, secures the existence of her offspring without calling into play their individual activities« (pag. 302 und 303). In die erste Klasse gehören nun die Formen mit funktionirender, in die zweite jene mit rudimentärer Vorniere. — Der Unterschied zwischen der Auffassung Field's und meiner eigenen liegt zunächst darin, dass ich die Vorniere nicht geradezu als »Larvenorgan« betrachten kann; als Larvenorgane sind nur solche Organe zu betrachten, die von den Larven selbst zur Sicherung ihrer individuellen Existenz erworben wurden. Die Vorniere dagegen ist ein Organ, das aller Wahrscheinlichkeit nach schon von den Acraniern auf die Cranioten vererbt wurde. Zweitens kann ich nur eine ganz indirekte Beziehung zwischen der Größe und Zahl der Keime und der Menge des Nahrungsdotters auf der einen Seite und der Entwicklung der Vorniere auf der anderen erblicken. Die Eier der meisten Knochenfische besitzen einen großen Nahrungsdotter und doch kommt es zur Ausbildung einer funktionirenden Vorniere. Wie mir scheint, hängt dies einzig und allein damit zusammen, dass die Thiere im unreifen Zustande ausschlüpfen, und hat daher mit der Menge des Nahrungsdotters nichts zu thun. Indessen ist nicht zu verkennen, dass der physiologische Grundgedanke, der Field bei seiner Aufstellung geleitet hat, im Wesentlichen derselbe ist, wie der von mir entwickelte, oder diesem mindestens sehr nahe kommt.

Ähnliche Ansichten wie Field hat auch Semon vertreten.

mit dem vierten Vornierensegment aus und der Strang wächst nun unter dem Ektoderm allmählich nach hinten.

Diese Thatsachen lassen, wie mir scheint, keine andere Deutung zu als die, dass sich die einzelnen Vornierensegmente oder, mit anderen Worten, die in Form solider Wülste angelegten Vornierenkanälchen an ihren lateralen Enden mit einander verbinden und durch diese Verbindung den Vornierengang liefern. Demnach ist der Vornierengang eben so als ein Produkt des Mesoderms anzusehen wie die Vorniere selbst.

Es wurde früher darauf hingewiesen, dass die erste Anlage des Vornierenganges vorn und hinten in einer allerdings sehr beschränkten Strecke mit dem Ektoderm in Verbindung tritt. Dass die Verbindung des Vorderendes nicht als eine Verschmelzung, sondern nur als eine innige Anlagerung ans Ektoderm angesehen werden kann, wurde schon früher hervorgehoben; von der Verbindung des Hinterendes soll gleich unten die Rede sein.

Wie gesagt, wächst der Gang unter dem Ektoderm nach hinten. Bei einem Embryo mit 37 Urwirbeln endigt er im 11. Gesammtsegment, reicht also ein Segment über die Vorniere hinaus. Im Stadium von 42 Urwirbeln haben wir das Hinterende des Ganges links an der Grenze zwischen 12. und 13., rechts zwischen 13. und 14. Segment gefunden, und im Stadium von 45—46 Urwirbeln reichten beide Gänge noch um ein Segment weiter nach hinten. Im Stadium von 50 Urwirbeln war das Hinterende des Ganges ungefähr in der Höhe des 17. Segmentes zu sehen, und an einem Embryo von 63 Urwirbeln fand ich es beiläufig in der Höhe des 27. Segmentes. Bei einem Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln reicht der Gang bis zu jener Erweiterung des Darmes, die später zur Kloake wird, und zwar rechts etwas weiter als links; umgekehrt ist bei einem Embryo von ungefähr 78 Urwirbeln der linke Gang etwas länger als der rechte. Bei einem Embryo mit ungefähr 83 und eben so bei einem solchen mit 87 Urwirbeln sind die Gänge mit den Wänden der Kloake in Verbindung getreten, ohne dass es aber zu einer offenen Kommunikation zwischen Gängen und Kloake gekommen wäre.

Das Hinterende des Ganges läuft stets in eine feine Spitze aus und legt sich mit derselben gewöhnlich, aber nicht immer, so innig an das Ektoderm an, dass es zu einer wirklichen Verschmelzung mit demselben zu kommen scheint. Ich habe nun, um zu erfahren, was diese wirkliche oder scheinbare Verschmelzung für eine Bedeutung hat und ob sich das Ektoderm in der That an der Bildung des

Ganges betheiligt oder etwa gar, wie behauptet wird, der ganze Gang mit Ausnahme seines vordersten Endes aus dem Ektoderm entsteht, eine große Reihe von Horizontal- und Sagittalschnitten untersucht und bin zu der Überzeugung gekommen, dass eine solche Betheiligung des Ektoderms ausgeschlossen werden muss.

Ich habe auf Taf. XIV Fig. 9—11 einige Schnitte bei starker Vergrößerung (Zeiss Homog. Imm. Apochr. 2,0 mm, Apert. 1,40 mm) gezeichnet. Die Fig. 10 *A* zeigt das hinterste Ende des rechten Vornierenganges eines Embryo von 46 Urwirbeln; der noch ganz kurze Vornierengang ist hier überall deutlich vom Ektoderm getrennt mit Ausnahme seines hintersten Endes; dieses ist mit dem Ektoderm so innig verbunden, dass man nicht die geringste Trennungsspur zwischen beiden wahrnimmt. Dass aber trotzdem eine Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Ganges ausgeschlossen werden muss, zeigt schon das Verhalten des linken Vornierenganges desselben Embryo, dessen distales Ende in Fig. 10 *B* abgebildet ist. Hier hat sich der Gang vollständig vom Ektoderm gelöst; das Ende des Ganges ist in eine feine Spitze ausgezogen, und am Ektoderm, das sich weit abgehoben hat und das daher in der Figur nicht mitgezeichnet ist, lässt sich nicht einmal mit annähernder Wahrscheinlichkeit die Stelle angeben, von der sich der Gang abgelöst hat. Würde das Ektoderm an der Bildung des Ganges betheiligt sein, so müsste doch an demselben eine Spur einer stattgefundenen Trennung wahrzunehmen sein. — Noch beweisender ist die Fig. 11, die einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo mit 43 Urwirbeln entnommen ist. Man sieht hier durch das Ektoderm, dessen Kerne in der Zeichnung dunkel gehalten sind, das Hinterende des noch ganz kurzen Vornierenganges durchschimmern; seine Kerne sind nur in den Kontouren angegeben. Der Gang läuft in eine feine Spitze aus, die von dem Kern einer Ektodermzelle gedeckt wird und in welche sich ein sehr langgezogener Kern des Vornierenganges hineinerstreckt. Weder das Ektoderm noch der Vornierengang zeigen irgend welche Eigenthümlichkeiten, die auf eine genetische Beziehung zwischen beiden bezogen werden könnten. Das Ektoderm befindet sich in tiefster Ruhe und nichts weist auf eine Proliferation desselben in der Richtung gegen den Vornierengang hin. Wenn eine solche Proliferation stattfände, müsste doch am Präparate davon etwas zu sehen sein, sie müsste sich zum mindesten in einer dichteren Stellung der Ektodermzellen zu erkennen geben. Eben so wenig ist aber auch am Vornierengang etwas zu

bemerken, was auf ein besonders lebhaftes Wachsthum seines Hinterendes bezogen werden könnte. — Auch bei älteren Embryonen muss eine Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges ausgeschlossen werden. Die Fig. 9 *A* und 9 *B* zeigen uns die hinteren Enden der beiden Vornierengänge eines Embryo mit ungefähr 63 Urwirbeln. Auf beiden Seiten läuft der Vornierengang in eine feine Spitze aus, die zwar an das Ektoderm herantritt, mit demselben aber nicht verschmilzt. Von besonderer Wichtigkeit ist der Schnitt der linken Seite (Fig. 9 *B*), weil gerade über dem Hinterende des Ganges eine Theilungsfigur zu sehen ist. Diese Figur, die aus zwei Tochterknäueln besteht, ist so gestellt, dass ihre Achse parallel oder nahezu parallel der Oberfläche des Ektoderms gerichtet ist. Würde der Vornierengang aus dem Ektoderm entstehen, so müsste die Achse mehr oder weniger senkrecht gegen die Oberfläche des Ektoderms gerichtet sein. Auch die Form der Kerne des Hinterendes des Ganges spricht nicht zu Gunsten einer Ableitung desselben aus dem Ektoderm (vgl. namentlich Fig. 9 *B* und 11). Die Kerne sind zumeist in der Richtung des Längenwachsthums des Ganges ausgezogen und die Theilungsfiguren, die man innerhalb des Ganges antrifft, sind gewöhnlich so gestellt, dass ihre Achsen parallel der Längsachse des Ganges liegen. Eine solche Theilungsfigur ist z. B. im Vorderende des Ganges der Fig. 12 Taf. XIV zu sehen. Freilich kommen oft genug auch solche Theilungsfiguren vor, deren Achsen senkrecht auf der Richtung des Ganges stehen; die Zellen vermehren sich eben nicht bloß im Sinne des Längenwachsthums des Ganges, sondern auch in dem des Dickenwachsthums. Übermäßig zahlreich sind allerdings die Theilungsfiguren im Gange nicht; aber sein Wachsthum ist auch kein übermäßig rasches und die Zahl der Theilungsfiguren dürfte vollkommen seiner Wachsthumsgeschwindigkeit entsprechen. Aus der Thatsache, dass die Theilungsfiguren im ganzen Gang ziemlich gleichmäßig vertheilt sind und sich keineswegs bloß auf das Hinterende beschränken oder auch nur hier besonders zahlreich sind, muss der Schluss gezogen werden, dass das Wachsthum des Ganges überall ungefähr das gleiche ist. Das Längenwachsthum des Ganges ist also nicht etwa auf eine besondere Lebhaftigkeit der Proliferation seines Hinterendes zu beziehen. Ich muss dies desshalb betonen, weil man nicht bloß in dem speciell hier vorliegenden Falle, sondern auch in zahlreichen anderen Fällen in den Fehler verfallen ist, dem Ende eines langgestreckten Organs eine besondere Wachsthumsenergie zuzuschreiben.

Auffallend bleibt es immerhin, dass der Gang sich mit seinem Hinterende so innig an das Ektoderm anlegt, dass er mit ihm zu verschmelzen scheint. Irgend einen Grund muss diese Thatsache wohl haben. Nun ist man sehr gern geneigt, in besonders schwierigen Fällen, in welchen alle ontogenetischen Erklärungsversuche im Stiche zu lassen scheinen, die Phylogenie zu Hilfe zu nehmen und in der Vererbung längst entschwundener Zustände das Causalmoment für das individuelle Geschehen zu suchen. So hat man es auch in dem vorliegenden Falle gemacht; man hat die kühne Hypothese aufgestellt, dass bei den Vorfahren der Wirbelthiere der Vornierengang auf der Haut ausgemündet habe und hat in der Verbindung des Ganges mit dem Ektoderm einen Rest dieses primitiven Verhaltens zu erkennen geglaubt. Die bekannte Entdeckung Boveri's, dass beim Amphioxus die Harnkanälchen in den Peribranchialraum münden, schien dieser Hypothese zu Hilfe zu kommen. Man hat aber dabei vergessen, dass diese Hypothese noch immer nicht die Nöthigung in sich schließt, den Vornierengang aus dem Ektoderm abzuleiten; die Hypothese kann immerhin richtig sein und trotzdem kann der Gang von seinem Anfang bis zu seinem Ende mesodermalen Ursprungs sein. Eine wirkliche Erklärung scheint mir diese Hypothese daher nicht zu enthalten.

Bekanntlich ist bei den Petromyzonten, Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien von einer Verbindung des Vornierenganges mit dem Ektoderm nichts wahrzunehmen und es ist auch meines Wissens nicht der Versuch gemacht worden, den Gang hier aus dem Ektoderm abzuleiten. Wohl aber legt sich der Gang außer bei den Selachiern auch bei den Amnioten mehr oder weniger dicht ans Ektoderm an und verschmilzt vielleicht mit ihm; beim Kaninchen scheint er geradezu ins Ektoderm einzutreten und in demselben weiterzuwachsen, ein Umstand, der bekanntlich Flemming u. A. verleitet hat, ihn vom Ektoderm abzuleiten. Nun sind das Erstere durchwegs Formen, bei welchen das Ektoderm ungemein dicht den unter ihm liegenden Organen aufliegt, während es bei den Selachiern und, wenn auch in geringerem Grade, bei den Amnioten mehr oder weniger davon abgehoben ist, so dass unter ihm ein ziemlich ansehnlicher Raum bestehen bleibt, der allem Anscheine nach mit Flüssigkeit gefüllt ist. Vielleicht liegt in diesen Thatsachen auch der Grund des verschiedenen Verhaltens des Vornierenganges zum Ektoderm. Der Vornierengang, der einen langen, stabähnlichen Körper darstellt, braucht, wie es scheint, bei seinem Wachsthum irgend einen Halt und findet

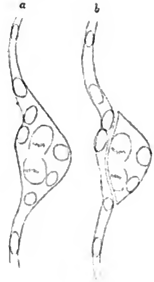
diesen leichter und sicherer am Ektoderm, das während der Zeit seines Wachsthums nur geringfügigeren Veränderungen unterworfen ist als am Mesoderm, das gerade dort, wo der Gang liegt, sehr mächtige Verschiebungen und Umlagerungen erfährt. Mag man diesen Erklärungsversuch, dem ich durchaus kein größeres Gewicht beilegen möchte, und der vielleicht durch einen besseren ersetzt werden kann, acceptiren oder nicht, so viel geht aus den von mir mitgetheilten Thatsachen wohl mit Sicherheit hervor, dass die Verbindung des Vornierenganges mit dem Ektoderm nicht als ein Beweis für die Abstammung des Vornierenganges aus dem Ektoderm angesehen werden kann.

Die Gründe, die Rückert, van Wijhe und Laguesse für diese Abstammung anführen, sind durchaus nicht beweisend. Rückert theilt zunächst mit, dass »der Vornierengang nur aus dem Ektoblast ohne Betheiligung des Mesoblast hervorgeht« und sagt dann weiter: »Die sämmtlichen Serien gleichen sich zunächst darin völlig, dass der Vornierengang an seinem distalen Ende, gleichviel bis zu welcher Körperregion dasselbe vorgedrungen ist, sich zu einer dünnen, meist einschichtigen Zellenplatte auszieht, welche mit dem Ektoderm derart verschmilzt, dass man sie als Bestandtheil des letzteren ansehen muss. An diesem Endabschnitt findet man den Gang stets in seiner ersten Anlage begriffen; wenn man von hier aus die Serie schrittweise nach vorn verfolgt, so trifft man die verschiedenen Stufen seiner Ausbildung an ein und demselben Embryo neben einander« (pag. 243). Rückert verfällt also hier in den oben gerügten Fehler; er hält das Hinterende des Ganges für dessen jüngsten Theil und schreibt ihm eine besondere Wachsthumsenergie zu. Um diesen ektodermalen Ursprung des Vornierenganges zu beweisen, beruft sich Rückert, wie dies gegenwärtig Sitte ist, auf Zelltheilungsfiguren in demjenigen Theile des Ektoderms, welcher mit dem Hinterende des Ganges verschmolzen ist. Einen, wie Rückert sagt, »in dieser Hinsicht ziemlich prägnanten Schnitt« hat er in Fig. 36 abgebildet. Am Hinterende des Ganges sind hier drei Theilungsfiguren zu sehen. Diejenige, welche sich unmittelbar an den Vornierengang anschließt und auf die es daher zunächst ankommt, ist ein Mutterstern, der so gestellt ist, dass man auf ihn in der Richtung der Achse sieht; die Achse steht also parallel zum Ektoderm, nicht senkrecht, wie sie stehen müsste, wenn die Figur beweisend sein sollte. Die beiden anderen Theilungsfiguren sind meiner Ansicht nach irrelevant. Ich werde übrigens weiter unten auf diese Art der Beweisführung noch zurück-

kommen. — RÜCKERT will überdies gefunden haben, dass in vereinzelten Fällen der Vornierengang »aus einer regulären Einstülpung des Ektoblast, welche sich abschnürt, hervorgeht« (pag. 245). Offenbar lag hier eine Faltenbildung des Ektoderms vor, die in Folge der Sublimatbehandlung entstanden war.

VAN WIJHE giebt die Zeit der Entstehung des Ganges richtig an, verfällt aber in Beziehung auf die Art seiner Entstehung in denselben Fehler wie RÜCKERT; jedoch spricht er sich nicht so bestimmt für eine ausschließlich ektodermale Abkunft aus. Er sagt: »Was seine Abstammung betrifft, so betheiligt sich das Ektoderm sicher an seiner Bildung, indem er in ähnlicher Weise wie die Nerven der Seitenorgane weiterwächst. Eben so wenig wie bei diesen Nerven möchte ich eine ausschließliche Abstammung von der Haut behaupten, da die Möglichkeit nicht ausgeschlossen ist, dass Zellen des Pronephros unter fortgesetzten Theilungen den Gang in seiner ganzen Länge mitbilden helfen. Doch kommt mir Letzteres nicht wahrscheinlich vor« (pag. 484). An einer anderen Stelle heißt es: »Wer die Entstehung des Ganges aus dem Ektoderm annimmt, ... der muss nach meiner Ansicht als erste Anlage des Ganges die Stelle betrachten, wo der Pronephros zuerst mit der Haut verschmilzt« (pag. 478). »Bei seinem weiteren Wachsthum ist der Gang nun mit seinem hinteren Ende immer mit der Haut verlöthet, bis er die Gegend, wo sich später der Anus bildet, erreicht hat« (pag. 484).

Fig. 37.



Auch VAN WIJHE beruft sich, um die Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Ganges zu beweisen, auf Kerntheilungsfiguren. Er meint, man finde zuweilen Tochtersterne, deren eine Hälfte in der Haut, deren andere in der Anlage des Ganges liege. Ein solches Bild hat er auf Taf. XXX Fig. 5 *b* gezeichnet. Ich habe dasselbe in nebenstehender Skizze *a* wiedergegeben und daneben in Skizze *b* die Verhältnisse so gezeichnet, wie sie sich wahrscheinlich gezeigt haben würden, wenn nicht in Folge der unzweckmäßigen Fixirung (konc. Sublimatlösung) eine Verquellung des Vornierenganges mit dem Ektoderm stattgefunden hätte. Ich bin also der Ansicht, dass beide Tochtersterne der VAN WIJHE'schen Figur dem Vornierengang angehören. Ich muss dazu noch bemerken, dass ich nie (mit

Ausnahme meiner Präparate aus früherer Zeit) den Vornierengang in größerer Ausdehnung als auf einem oder zwei Schnitten mit dem Ektoderm in Verbindung getroffen habe. Wo er noch so dick ist wie auf der VAN WIJHE'schen Figur, ist er stets deutlich vom Ektoderm getrennt. — VAN WIJHE erwähnt noch zwei weitere Theilungsfiguren, die ähnlich gestellt waren wie die abgebildete; ich nehme an, dass er denjenigen Fall gezeichnet hat, der ihm am beweisendsten erschien und kann daher auch den anderen von ihm erwähnten Fällen kein Gewicht beilegen. — Das Beispiel lehrt, wie vorsichtig man in der Beurtheilung von Theilungsfiguren sein muss.

Auch LAGUESSE glaubt für die ektodermale Abstammung des Vornierenganges eintreten zu können. Seine Beweisführung ist wesentlich dieselbe wie diejenige RÜCKERT's und VAN WIJHE's; sie lautet: »Elle (der Vornierenwulst) se continue en un cordon cylindrique plein indépendant de l'épithélium du coelome, qui s'enfonce directement en arrière entre cet épithélium et l'ectoderme. Après un court trajet, il s'accole à ce dernier sans s'y confondre, mais plus loin il se fusionne intimement avec lui, s'aplatit et disparaît vers le 20^{e} segment comme un simple épaississement ectodermique de coupe lenticulaire. Le pronephros se developperait donc aux dépens du mésoderme, mais son conduit, prologement du bourgeon primitif, entrerait en connexion avec l'ectoderme après un court trajet oblique d'avant en arrière et de dedans en dehors, et se continuerait au delà par un processus secondaire aux dépens de cet ectoderme.« Der Acanthias-Embryo, auf den sich diese Beschreibung bezieht, hatte 37 Urwirbel; der Vornierengang erstreckte sich also etwas weiter nach hinten als bei Pristiurus.

Endlich werde auch ich gewöhnlich unter Denjenigen angeführt, die die ektodermale Abstammung des Vornierenganges behaupten. Es geschieht dies auf Grund einer Zeichnung, die ich vor etwa acht Jahren O. HERTWIG für sein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte überlassen habe. Ich selbst habe mich zwar nie in diesem Sinne ausgesprochen, gebe aber zu, dass ich Anfangs (allerdings nur ganz kurze Zeit) die ektodermale Abstammung für sehr wahrscheinlich gehalten habe. Es geschah dies auf Grund von Präparaten, die ich damals angefertigt hatte; das Bild in O. HERTWIG's Lehrbuch giebt ein solches Präparat vollkommen naturgetreu wieder. Später habe ich aber bessere Präparate anfertigen gelernt und ich habe mich überzeugt, dass ich mich Anfangs im Irrthum befunden habe. Ich

habe davon auch schon vor zwei Jahren auf der Anatomenversammlung in Straßburg Mittheilung gemacht. —

Die weitere Ausbildung des Vornierenganges ist, abgesehen von der späteren Scheidung in den WOLFF'schen und MÜLLER'schen Gang, verhältnismäßig einfach. Der Gang höhlt sich im Anschluss an die Vorniere allmählich aus. Der jüngste Embryo, dessen Gang ein Lumen erkennen ließ, hatte 62 Urwirbel; doch war dasselbe nur im proximalen Abschnitt und auch da nicht auf allen Schnitten zu sehen. Es wechselten vielmehr Schnitte mit deutlichem Lumen mit solchen ohne Lumen ab. Gleichzeitig mit der Aushöhlung des Ganges ordnen sich dessen Zellen epithelial an. Das Lumen liegt nicht genau central, sondern ist etwas nach außen verschoben; daher kommt es, dass die mediale Wand des Ganges dicker ist als die laterale. Auch sind die Zellkerne der medialen Wand dichter gedrängt als die der lateralen.

Im Allgemeinen schreitet die Aushöhlung von vorn nach hinten fort. Der jüngste Embryo, dessen Gang in seiner ganzen Länge hohl war, hatte ungefähr 83 Urwirbel. Zugleich war bei ihm das Hinterende des Ganges, das sich, wie erwähnt, an die Wand der Kloake anlegt und mit ihr verschmilzt, kolbenförmig erweitert und umschloss eine sehr ansehnliche Höhle. Der Querschnitt dieses Theiles des Ganges war mehr als doppelt so groß als der Querschnitt des Vorderendes. Während sich also der Gang Anfangs ganz gleichmäßig von vorn nach hinten verschmächtigte, wird er jetzt zwar auch zunächst von vorn nach hinten dünner, erweitert sich aber an seinem Hinterende sehr rasch, um hier eine sehr große Höhle zu umschließen. — Ähnliche Verhältnisse zeigte ein Embryo mit 87 Urwirbeln, nur war die Blase, zu welcher der Gang an seinem distalen Ende erweitert war, kleiner als bei dem jüngeren Embryo. — Die Form des Querschnittes des Ganges ist bei den letzterwähnten Embryonen nicht überall gleich; häufig erscheint der Gang von oben nach unten zusammengedrückt und oft ist die dorsale Wand dicker als die ventrale. Das Lumen erscheint auf dem Querschnitt entweder kreisrund oder von oben nach unten zusammengedrückt oder dreieckig. Überall, wo die Urnierenkanälchen dem Gange aufliegen, wird dieser komprimirt, so dass, wie man namentlich an Sagittalschnitten gut sieht, engere und weitere Stellen des Ganges regelmäßig mit einander abwechseln. Auf dieses Verhalten hat schon BALFOUR aufmerksam gemacht.

Die blasenförmige Erweiterung des distalen Endes des Ganges

war auch an Embryonen mit 94 bezw. 95 Urwirbeln, sowie an etwas älteren sehr deutlich zu sehen. — Von den weiteren Veränderungen soll später die Rede sein.

IV. Die erste Entwicklung der Urniere.

Als Urwirbelkommunikationen habe ich im Vorhergehenden die ventralen Theile der Urwirbel bezeichnet, welche zur Verbindung mit den Seitenplatten dienen. Rückert hat dafür den Namen Nephrotome eingeführt; da aber, wie wir sehen werden, nur ein ganz bestimmter Abschnitt der Urwirbelkommunikationen zu den Urnierenkanälchen wird, und da ferner auch nicht alle Urwirbelkommunikationen diese Umbildung erfahren, so erscheint mir die von Rückert eingeführte Bezeichnung nicht zutreffend. Van Wijhe hat für die Urwirbelkommunikationen den Ausdruck Mesomeren gebraucht; auch dieser Ausdruck deckt sich nicht vollkommen mit der von mir gebrauchten Bezeichnung; ich kann mich aber hauptsächlich desshalb nicht entschließen, ihn zu acceptiren, weil die Annahme desselben die Nothwendigkeit in sich schließt, noch die zwei anderen Bezeichnungen van Wijhe's, Epimeren und Hypomeren, anzunehmen, wozu doch wahrlich kein Grund vorliegt. Es ist, wie mir scheint, in den letzten Jahren mit der Bildung neuer griechischer Namen für die einzelnen Theile des Urwirbels des Guten etwas zu viel geschehen und die Arbeiten über die Differenzirung des Mesoderms haben dadurch an Klarheit und Verständlichkeit eher verloren als gewonnen. Ich wollte mit der Bezeichnung Urwirbelkommunikation auch keinen neuen Terminus schaffen, sondern lediglich ein thatsächliches Verhältnis zum Ausdrucke bringen.

Die Urwirbelkommunikationen liegen Anfangs, so lange die Embryonalanlage sich noch nicht vom Dotter abgehoben hat, nahezu horizontal. Je mehr sich die Embryonalanlage erhebt, um so steiler stellen sie sich, bis sie eine ungefähr senkrechte Richtung einnehmen. Sowie sich dann die Sklerotome zu bilden beginnen und sich dadurch neue Gewebsmassen zwischen Muskelplatten und Chorda einschieben, werden die Urwirbelkommunikationen aus der senkrechten Richtung abgelenkt und in eine schräg von außen und oben nach innen und unten ziehende Lage gebracht. In dieser Stellung treffen wir sie noch bei Embryonen mit 50—51 Urwirbeln (Taf. XIV Fig. 1 *uwc*). In ihren unteren Theil münden jetzt noch von der lateralen Seite her die Vornierenostien und unterhalb derselben treten

sie mit den Seitenplatten in Verbindung. Die Urwirbelkommunikationen umschließen durch lange Zeit eine sehr ansehnliche Höhle, die einerseits mit der Leibeshöhle kommunicirt, andererseits in die feine Spalte übergeht, welche Cutislamelle und Muskellamelle des Myotoms von einander scheidet (Myocöl HATSCHEK's) (vgl. namentlich die Figg. 1—6 Taf. X des ersten Theiles der Theorie des Mesoderms). Diese Richtung der Urwirbelkommunikationen ändert sich erst, wenn die ventralen Kanten der Myotome sich abwärts senken und bei ihrem weiteren Wachsthum zwischen parietale Seitenplatte und Ektoderm einschieben. — Die Urwirbelkommunikationen der vordersten Segmente verlieren alsbald ihre Höhle; ihre Wände lösen sich auf und gehen in embryonales Bindegewebe über, welches sich dem Bindegewebe des Sklerotoms beimischt. —

Ich werde nun wieder in der Weise vorgehen, dass ich zunächst die Umwandlungen, welche die Urwirbelkommunikationen erfahren, nach den auf einander folgenden Stadien beschreibe; die Schlüsse, die sich aus den Beobachtungen ergeben, werden dann leicht und sicher zu ziehen sein.

Bei Embryonen mit 50 und 52 Urwirbeln stellen die Urwirbelkommunikationen kurze Kanäle vor, die auf Querschnitten eine mediale und laterale Wand unterscheiden lassen. Die laterale Wand ist dicker, besteht aus ziemlich hohen, dichtgedrängten Cylinderzellen und setzt sich dorsalwärts kontinuirlich in die Cutislamelle des Urwirbels fort; die mediale Wand ist dünner, besteht aus locker an einander gereihten Zellen und geht dorsalwärts unmittelbar ins Sklerotom über. Hier verliert sie ihren epithelialen Charakter, während sie weiter ventralwärts, wo sie sich der Seitenwand der Aorta anlegt, epithelialen Bau besitzt. Wie Horizontalschnitte lehren, gehen mediale und laterale Wand vorn und hinten in einander über, und zwar in den mehr dorsal gelegenen Schnitten vorn im Bogen, hinten in spitzem Winkel, in den mehr ventral gelegenen Schnitten sowohl vorn als hinten in spitzem Bogen. Ganz ähnlich verhalten sich auch die Urwirbelkommunikationen bei Embryonen mit 53—54 und mit 55 Urwirbeln. Jedoch sind bei allen diesen Embryonen die Urwirbelkommunikationen nicht in allen Regionen des Körpers gleich beschaffen. Bei einem Embryo mit 52 Urwirbeln sind die Urwirbelkommunikationen der beiden ersten Segmente geschwunden; sie haben sich zu Bindegewebe aufgelöst. Dessgleichen ist auch bei einem Embryo mit 55 Urwirbeln von den beiden ersten Urwirbelkommunikationen nichts mehr zu sehen, die dritte ist nur mehr angedeutet,

die vierte deutlich, aber sehr bedeutend eingeengt und erst die fünfte ist, wie die folgenden, gut entwickelt und hat ein deutliches Lumen.

Bei einem Embryo mit 62 Urwirbeln ist von den drei ersten Urwirbelkommunikationen keine Spur mehr vorhanden; an Stelle der vierten und fünften sind nur solide Stränge von embryonalem Bindegewebe zu sehen, jedoch ist die Stelle, an welcher sie sich mit der Leibeshöhle verbanden, noch deutlich als kleine trichterförmige Grube kenntlich. Die erste, gut ausgebildete Urwirbelkommunikation ist die des sechsten Segmentes; sie liegt also ein Segment vor dem Beginn der Vorniere. — Von diesem Embryo habe ich, wie schon erwähnt, ein Plattenmodell angefertigt. In der Seitenansicht desselben (Taf. XVI Fig. 1 *A*) werden die Urwirbelkommunikationen (*uwc*) zum größten Theil von der Vorniere und dem Vornierengange verdeckt. Instruktiver ist daher für uns die Ansicht von der medialen Seite (Fig. 1 *B*). Wir sehen hier zunächst, dass die Urwirbelkommunikationen nicht direkt von oben nach unten ziehen, sondern schief von hinten und oben nach vorn und unten. Sie sind daher in einem nach vorn offenen Winkel an die Myotome angesetzt. Dort, wo sie von diesen abgehen, sieht man (bei *sc*) an der Zeichnung rauhe Stellen; diese entsprechen den Ursprungsstellen des Sklerotoms (vgl. damit die Figg. 5 und 6 Taf. X des ersten Theiles der »Theorie des Mesoderms« und die Figg. 1 und 3 Taf. XIV dieser Abhandlung). Die Urwirbelkommunikationen stellen kurze, trichterförmige Kanäle vor, deren weitere Öffnung mit der Leibeshöhle, deren engere mit der spaltförmigen Höhle der Myotome kommunicirt. — Die dritte Ansicht des Modells (Fig. 1 *C*), welche die dorsale Wand der Leibeshöhle von unten her zeigt, lässt die schon früher erwähnten zwei Reihen von Ostien erkennen; die laterale ist die Reihe der Vornierenostien, die mediale die Reihe der Einmündungsstellen der Urwirbelkommunikationen (*uc*).

Die dorsale Wand der Leibeshöhle ist im Bereiche der Vorniere breiter als hinter ihr, woselbst sie eigentlich auf eine schmale Furche beschränkt ist, welche die Urwirbelkommunikationen aufnimmt. Im Bereiche der Vorniere und ganz eben so proximal von ihr grenzt sich die dorsale Wand durch eine mediale und eine laterale Furche ab; die mediale liegt unmittelbar an der Radix mesenterii und in sie münden, so weit die Vorniere reicht, die Urwirbelkommunikationen ein; nach hinten setzt sich die mediale Furche in die erwähnte einfache Furche der dorsalen Wand der Leibeshöhle fort, welche die folgenden Urwirbelkommunikationen aufnimmt. — Die

laterale Furche nimmt die Vornierenostien auf. — In der proximal von der Vorniere liegenden Strecke, die an dem Modell nicht mehr zur Anschauung gebracht ist, münden die Urwirbelkommunikationen oder deren Reste, so weit überhaupt noch solche erkennbar sind, nicht in die mediale, sondern in die laterale Furche; dies ist an dem Querschnitt der Fig. 6 Taf. X des ersten Theiles meiner Mesodermarbeit deutlich zu sehen. Ich werde später noch einmal darauf zurückkommen.

Bei dem nächst älteren Embryo, einem solchen mit 63 Urwirbeln, lagen ganz ähnliche Verhältnisse vor. Von den drei ersten Urwirbelkommunikationen war keine Spur mehr vorhanden, von der vierten war nur auf der rechten Seite noch eine Andeutung zu sehen und erst die des fünften Segmentes war beiderseits gut entwickelt. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes, also diejenige, die der Lage nach dem zweiten Vornierenostium entspricht, habe ich auf Taf. XIV Fig. 3 abgebildet. Die Einmündung in die Leibeshöhle ist nur auf der rechten Seite (auf der Figur links) zu sehen, linkerseits fällt sie nicht in den Schnitt. Es ist von Wichtigkeit, zu beachten, dass die mediale Wand der Urwirbelkommunikation ungefähr in halber Höhe der Aorta sich dorsalwärts in das Sklerotom fortsetzt; die laterale Wand dagegen geht, wie auf der rechten Seite des Bildes zu sehen ist, in die Cutislamelle des Urwirbels über. Die mediale Wand ist also nur so weit epithelial, als sie sich nicht ins Sklerotom fortsetzt.

Aus dem zweiten Segment hinter diesem, also aus einer Gegend, die jetzt, wo die Vorniere sich schon zusammengeschoben hat, bereits hinter dieser liegt, sind die Bilder 1 *a—f* Taf. XV genommen. Diese Bilder werden sofort verständlich, wenn man sich an das auf Taf. XVI Fig. 1 *B* dargestellte Modell hält, das ja nach einem fast gleichaltrigen Embryo angefertigt ist. Der in Fig. 1 *a* abgebildete Schnitt trifft das vordere, ventrale Ende der Urwirbelkommunikation des zehnten Segmentes; ihre Einmündung in die Leibeshöhle ist bei *uc* zu sehen. Lateralwärts davon liegt der Vornierengang (*vg*) und über diesem (bei uw_1) bemerkt man einen Schnitt durch die hintere untere Ecke des nächst vorhergehenden Myotoms (vgl. die Zeichnung des Plattenmodells). Das zur Urwirbelkommunikation gehörige Myotom ist bei *uw* getroffen. Auf dem nächstfolgenden Schnitt (Fig. 1 *b*) erscheint die Urwirbelkommunikation etwas tiefer, was bei Berücksichtigung der Verhältnisse des Plattenmodells wieder leicht verständlich wird. Die mediale Wand der Urwirbelkommunikation ist an der

Stelle, gegen welche die Bezeichnung *uwc* hinzielt, nicht so deutlich epithelial wie auf dem vorhergehenden Schnitte. Von dem Myotom des vorhergehenden Segmentes (uw_1) ist nur mehr ein Anschnitt zu sehen. — Der nun folgende Schnitt ist nicht gezeichnet; auf ihm erscheint die Urwirbelkommunikation noch etwas tiefer und von dem Myotom uw_1 sind nur mehr ein paar Zellen zu sehen. — Der dritte Schnitt hinter dem in Fig. 1 *a* gezeichneten (Fig. 1 *c*) zeigt von dem Myotom des vorhergehenden Urwirbels keine Spur mehr. Die Urwirbelkommunikation ist sehr viel tiefer geworden und hat sich dem Myotom *uw* sehr beträchtlich genähert. An der Stelle, gegen welche die Bezeichnung *uwc* zielt, hat die mediale Wand der Urwirbelkommunikation keinen epithelialen Charakter, sondern geht direkt in das lockere Bindegewebe des Sklerotoms (*sc*) über. Die laterale Wand dagegen besteht durchwegs aus hohen, dichtgedrängten Cylinderzellen; an ihrem dorsalen Ende schlägt sie sich medialwärts um. — Noch deutlicher ist dies an dem zweiten, darauffolgenden Schnitte der Serie zu sehen (Fig. 1 *d*). Der Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand der Urwirbelkommunikation ist ungemein scharf und deutlich. Myotom und Urwirbelkommunikation haben sich fast bis zur Berührung genähert. Am ventralen Ende des Myotoms ist eine kleine Höhle oder Bucht, — die ventrale Erweiterung des spaltförmigen Myocöls, — zu sehen. — Der nun folgende Schnitt (Fig. 1 *e*) zeigt die Verbindung der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation mit dem Myotom und der medialen mit dem Sklerotom. — Der letzte Schnitt endlich (Fig. 1 *f*) lässt erkennen, dass die laterale Wand der Urwirbelkommunikation sich lediglich in die äußere Lamelle des Myotoms, die Cutislamelle, fortsetzt. Der ventrale Theil der Urwirbelkommunikation ist in seiner hinteren Wand getroffen, wesshalb hier kein Lumen mehr wahrzunehmen ist. Auch dieses Verhalten wird aus einem Vergleich mit dem Plattenmodell leicht verständlich.

Fassen wir das Ganze zusammen, so können wir sagen: Laterale und mediale Wand der Urwirbelkommunikation sind typisch von einander verschieden; die laterale zeigt den Bau der Cutislamelle und besteht wie diese aus einem hohen, einschichtigen Cylinderepithel; die mediale Wand besitzt bloß in ihrem ventralen Theil epithelialen Bau, ihr dorsaler geht direkt ins Sklerotom über und stellt eigentlich einen Bestandtheil desselben dar. Dieser Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand der Urwirbelkommunikationen ist eben so deutlich auch an Sagittal- und Horizontalschnitten zu

sehen. Immer zeigt sich die laterale Wand aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel, die mediale aus dem lockeren, embryonalen Bindegewebe des Sklerotoms gebildet. Und gerade so wie auf Querschnitten, wie denen der Figg. 1 *c* und 1 *d*, die laterale Wand sich an ihrem Ende gegen die mediale umschlägt, so zeigt sie auch auf Sagittal- und Horizontalschnitten das Bestreben, sich vorn und hinten gegen die mediale Wand umzuschlagen. So giebt sich also schon frühzeitig die laterale Wand als der wichtigere Theil der Urwirbelkommunikationen zu erkennen.

Bei einem Embryo mit ungefähr 65 Urwirbeln zeigt von den vor der Vorniere gelegenen Urwirbelkommunikationen nur eine einzige noch ein deutliches Lumen; das zweitvordere stellt einen soliden Strang dar und von den darüber hinaus nach vorn zu gelegenen ist keine Spur mehr wahrzunehmen. Ganz ähnliche Verhältnisse zeigt ein Embryo mit 66—68 Urwirbeln. Auch hier ist an den gut erhaltenen Urwirbelkommunikationen, vor Allem von der des neunten Segmentes angefangen, der Unterschied zwischen den beiden Wänden stets deutlich zu erkennen.

Bei einem Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln ist die Urwirbelkommunikation des fünften Segmentes eben noch kenntlich, die des sechsten ist deutlich, die des siebenten zeigt das auf Taf. XIV Fig. 5 dargestellte Verhalten. Sie zieht fast horizontal, jedenfalls nicht mehr so schräg wie früher, von außen nach innen und mündet neben dem ersten Vornierenostium (O^I) in die Leibeshöhle. Die Änderung in der Verlaufsrichtung ist auf Rechnung des Umstandes zu setzen, dass sich die ventrale Myotomkante abwärts gesenkt hat. Von ihren Wänden ist die laterale oder ventrale, in die Cutislamelle fortgesetzte, kaum dicker als die mediale, so weit diese überhaupt epithelialen Bau besitzt. Ganz so ist auch noch die nächstfolgende Urwirbelkommunikation, also die des achten Segmentes, beschaffen. Von hier an ändert sich aber das Aussehen der Urwirbelkommunikationen in sehr auffälliger Weise, indem die ventrale und zugleich laterale Wand sehr viel dicker wird als die mediale; dadurch giebt sich die Urwirbelkommunikation des neunten Segmentes als etwas Besonderes zu erkennen und wir werden sehen, dass sich aus ihr oder, genauer gesagt, aus ihrer lateralen und dem epithelialen Theil der medialen Wand das erste Urnierenkanälchen entwickelt. Einen Schnitt durch die nächstfolgende Urwirbelkommunikation, also durch die des zehnten Segmentes, aus der sich das zweite Urnierenkanälchen entwickelt, habe ich auf Taf. XV Fig. 2 abgebildet. Der Schnitt

entspricht seiner Lage nach ungefähr dem der Fig. 1 *d* des Embryo mit 63 Urwirbeln. Die Verbindung mit dem zugehörigen Myotom erscheint erst zwei Schnitte weiter hinten. Die Figur lässt wieder den charakteristischen Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand deutlich erkennen. Die mediale Wand zeigt, wie früher, nur auf verhältnismäßig kurzer Strecke epithelialen Bau und verliert diesen dort, wo sie ins Sklerotom übergeht. Die laterale Wand schlägt sich am Ende des Blindsäckchens, als welches die Urwirbelkommunikation auf dem Schnitt erscheint, gegen die mediale Wand um und hier finden sich Theilungsfiguren, welche so gestellt sind, dass man den Eindruck bekommt, als ob durch den Umschlag der lateralen Wand die mediale in der Strecke, welche vom Sklerotom gebildet wird, allmählich ergänzt und vervollständigt würde.

Von diesem Embryo habe ich ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 2 *A* und *B* abgebildet. Die erste der an diesem Modell zur Darstellung gebrachten Urwirbelkommunikationen ist auf dem Querschnitt der Fig. 5 Taf. XIV, und die letzte auf dem Querschnitt der Fig. 2 Taf. XV zu sehen. Ein Vergleich des Modells 2 *A* mit 1 *B* lehrt, dass die Urwirbelkommunikationen von vorn und hinten her eingeschnürt erscheinen, dass aber diese Einschnürung nur den dorso-lateralen, nicht auch den ventro-medialen Abschnitt derselben betrifft. —

Bei einem Embryo mit 74 Urwirbeln findet sich die erste deutliche Urwirbelkommunikation erst im siebenten Segment; im achten stellt sie einen offenen Kanal vor; im neunten ist sie so beschaffen wie beim eben besprochenen Embryo; ihre ventrale Wand besteht also wieder aus einem einschichtigen, hohen Cylinderepithel. Dadurch giebt sie sich wieder als die Anlage des ersten Urnierenkanälchens zu erkennen. Noch schärfer ist diese Eigenthümlichkeit der ventralen Wand an der Urwirbelkommunikation des zehnten und der folgenden Segmente ausgeprägt.

Bei einem Embryo mit 76 Urwirbeln ist im fünften Segment von der Urwirbelkommunikation, wenn überhaupt etwas, nur ein solider Strang zurückgeblieben; im sechsten Segment ist dieser Strang deutlich erkennbar; im siebenten stellt die Urwirbelkommunikation rechterseits einen offenen Kanal vor, ist aber linkerseits geschlossen; im achten ist beiderseits ein deutlicher Kanal zu sehen; im neunten und den folgenden ist wieder die ventrale Wand verdickt und dadurch geben sich diese Urwirbelkommunikationen wieder als Anlagen von Urnierenkanälchen zu erkennen. —

Länger müssen wir wieder bei den Bildern verweilen, die ein Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln giebt. Hier sind die ersten vier Urwirbelkommunikationen spurlos verschwunden; die fünfte hat sich gleichfalls rückgebildet, aber die Stelle, wo sie mit der Leibeshöhle in Verbindung trat, ist eben noch mit Mühe erkennbar; eben so ist die sechste zu Grunde gegangen, jedoch ist die Verbindungsstelle mit dem Peritoneum noch ganz deutlich erkennbar. Die erste gut erhaltene Urwirbelkommunikation ist die des siebenten Segmentes. Sie öffnet sich in die laterale Furche der dorsalen Wand der Leibeshöhle. Medial von ihr und über ihr liegt die hintere Kardinalvene. Die darauf folgenden Urwirbelkommunikationen treten alle in die mediale Furche der dorsalen Wand der Leibeshöhle ein. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes umschließt eine leicht erkennbare Höhle. Die des neunten zeigt den oben erwähnten, für die Urnierenanlagen typischen Unterschied zwischen medialer und lateraler Wand und giebt sich dadurch als Anlage des ersten Urnierenkanälchens zu erkennen. Die des zehnten Segmentes zeigt diesen Unterschied vielleicht noch etwas deutlicher; sie wird zum zweiten Urnierenkanälchen.

Wir wollen nun zunächst die geschilderten Verhältnisse am Plattenmodell, das ich von diesem Embryo angefertigt und auf Taf. XVI Fig. 3 *A* und *B* abgebildet habe, genauer betrachten. Die Ansicht 3 *A* zeigt die ventralen Theile des siebenten bis elften Myotoms. Von den Urwirbelkommunikationen ist die erste auf vier Schnitten der Serie (bei einer Schnittdicke von 0,0075 mm) sichtbar. Sie tritt bei uc_1 Fig. 3 *B* mit der dorsalen Wand der Leibeshöhle in Verbindung. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes ist trichterförmig und tritt bei $uc_{,,}$, also medial vom hinteren Ende des ersten Vornierenostiums, mit der Leibeshöhle in Verbindung. Die engste Stelle dieser Urwirbelkommunikation ist auf drei Schnitten der Serie sichtbar. Die Urwirbelkommunikation des neunten Segmentes lässt deutlich einen lateralen engeren und einen ziemlich scharf davon abgesetzten medialen, weiteren Abschnitt unterscheiden. Der engere ist nur auf zwei Schnitten der Serie sichtbar; der weitere (ur_1) zeigt auf Querschnitten den typischen Unterschied in der Beschaffenheit der Wände, der die Anlagen der Urnierenkanälchen charakterisirt. Dieser Theil der Urwirbelkommunikation stellt also die Anlage des ersten Urnierenkanälchens dar. Die gleiche Differenz im Bau der Wände lassen auch die Urwirbelkommunikationen des zehnten und elften und der folgenden Segmente erkennen. Der

laterale, engere Abschnitt der Urwirbelkommunikationen ist hier nur auf je einem Schnitte der Serie zu sehen. Der mediale, weitere Abschnitt (ur_2 und ur_3) oder die Anlage des zweiten und dritten Urnierenkanälchens ist größer und besser entwickelt als im neunten Segment. Die Anlage des ersten Urnierenkanälchens ist also kleiner als die Anlagen der folgenden.

Von der Urwirbelkommunikation des achten Segmentes habe ich auf Taf. XIV Fig. 6 einen Schnitt abgebildet. Wir können an ihr eine dorsale und zugleich mediale und eine ventrale, zugleich laterale Wand unterscheiden; zwischen beiden ist auf der linken Seite der Figur in der ganzen Ausdehnung ein Lumen zu erkennen. Die ventrale Wand setzt sich nach außen in die Cutislamelle fort, die dorsale tritt lateralwärts von der Aorta mit dem Sklerotom in Verbindung. Über ihr, bei *vcp*, ist der Querschnitt der hinteren Kardinalvene zu sehen.

Drei Schnitte durch die Urwirbelkommunikation des zehnten Segmentes, also durch die Anlage des zweiten Urnierenkanälchens, habe ich auf Taf. XV Fig. 3 *a*—*c* abgebildet. Der vorderste (3 *a*) zeigt uns beiderseits die Urnierenkanälchen als kleine Blindsäckchen, welche sich über den Vornierengang (*vg*) hinüberlegen. Man bemerkt an ihnen nicht bloß den typischen Unterschied zwischen ventrolateraler und dorso-medialer Wand, sondern, namentlich an der linken Seite der Figur, auch die Umbiegung der lateralen Wand am Ende des Blindsäckchens gegen die mediale Seite, so dass also jetzt nicht bloß der Grund des Säckchens, sondern auch ein Theil seiner medialen Wand von demselben Cylinderepithel gebildet wird, welches die ganze laterale Wand charakterisirt. Von der Kardinalvene ist nur auf der rechten Seite der Figur, dorsal von der Anlage des Urnierenkanälchens, etwas zu sehen. — Die zweite Figur (3 *b*) zeigt einen Schnitt, der sich nicht unmittelbar an den der Fig. 3 *a* anschließt, sondern von ihm durch einen Schnitt getrennt ist. Man sieht auch hier wieder sehr deutlich die Umbiegung der ventralen oder lateralen Wand des Urnierenkanälchens gegen die mediale Seite hin. — Die dritte Figur endlich (3 *c*) trifft die Verbindung mit dem Myotom. Der Urnierentrichter ist hier in seiner hinteren Wand getroffen. Von den beiden Wänden der Urwirbelkommunikation geht (wie früher auf Fig. 1 *f*) nur die ventrale in die Cutislamelle über, die dorsale ist gegen das Sklerotom nicht scharf abgesetzt.

Ganz ähnliche Bilder wie vom zweiten Urnierenkanälchen erhält man von den nächstfolgenden. Weiter nach hinten ändern sich

aber allmählich die Bilder, und wenn auch die Entwicklung der Urnierenkanälchen im ganzen Rumpf in wesentlich der gleichen Weise erfolgt, so zeigen sich doch in der hinteren Hälfte des Rumpfes einige Eigenthümlichkeiten, die nicht unwichtig sind und die daher eine genauere Beachtung erfordern.

Ich habe auf Taf. XVI Fig. 4 *a* und *b* zwei Schnitte durch die Anlage des 20. Urnierenkanälchens des in Rede stehenden Embryo gezeichnet. Die beiden Urnierenkanälchen der Fig. 4 *a* sind nicht in gleicher Höhe getroffen, sondern das der linken Seite (auf der Figur rechts) weiter vorn als das der rechten. Jenes zeigt erst zwei Schnitte weiter hinten das Bild, welches das der rechten Seite hier zeigt. Die Urnierenkanälchen sind hier in erster Linie sehr viel kürzer, nur etwa halb so lang als weiter vorn (vgl. Fig. 4 *a* mit 3 *a*), und ferner ist die laterale Wand fast doppelt so dick als dort. Von einer medialen Wand kann eigentlich kaum gesprochen werden; es kann höchstens jener sehr kurzen Strecke der medialen Wand, die sich dem Interrenalkörper (*ir*) unmittelbar anschließt, ein epithelialer Bau zuerkannt werden. Im Übrigen wird die mediale Wand vom Sklerotom gebildet. Die laterale Wand des Kanälchens ist an ihrem Ende medialwärts umgeschlagen, ganz so, wie wir das früher gesehen haben (vgl. Figg. 1 *d*, 2 und 3 *b*). An der Umschlagsstelle finden sich wieder in der Wand Theilungsfiguren, die in der Richtung, in welcher der Umschlag erfolgt, gestellt sind. Geht man in der Serie weiter nach hinten, so nimmt, wie gesagt, das Urnierenkanälchen der linken Seite zunächst das Aussehen an, das das der rechten Seite auf dem abgebildeten Schnitte zeigt. Es ist also hier die hintere Wand des Urnierentrichters getroffen. Noch weiter hinten giebt das linke Urnierenkanälchen das Bild der Fig. 4 *b*. Hier kann eigentlich nur von einer lateralen oder richtiger ventralen, nicht aber auch von einer medialen oder dorsalen Wand gesprochen werden; denn die dorsale Wand wird eigentlich ganz vom Sklerotom beigestellt. — Die ventrale Wand ist an den Rändern aufgekrämpelt, so dass sie eine tiefe Furche bildet, deren Abschluss zum Kanal durch das Sklerotom geschieht. An dem lateralen Seitenrande der ventralen Wand ist wieder eine Theilungsfigur sichtbar, wie denn überhaupt diese Wand an ihren Rändern eine besondere Wachsthumsenergie zu besitzen scheint. Jedenfalls ist es im hohen Grade auffallend, wie viele Theilungsfiguren man gerade in den Rändern dieser Epithelplatte zu dieser Zeit antrifft. — Geht man in der Serie noch weiter nach hinten, so sieht man die ventrale Wand des Urnieren-

kanälchens mit dem Myotom in Verbindung treten. — Ähnlich wie das eben geschilderte sind weitaus die meisten Urnierenkanälchen dieses Embryo beschaffen.

Die Bilder, welche die hintersten Kanälchen geben, sind davon nur in ganz untergeordneten Punkten verschieden. In Fig. 5 *a* und *b* habe ich zwei Schnitte durch das 29. Urnierenkanälchen der linken Seite gezeichnet. Das Bild der Fig. 5 *a* entspricht dem der Fig. 4 *a*, nur ist der Umschlag der lateralen Wand noch deutlicher. Auch hier sind wieder sehr charakteristisch gestellte Theilungsfiguren zu sehen. Fig. 5 *b* zeigt die Verbindung der lateralen oder ventralen Wand des Urnierenkanälchens mit der Cutislamelle des Urwirbels. — Dieses Urnierenkanälchen liegt schon neben dem Vorderende der Kloake.

Bei den drei letzten Urnierenkanälchen ist das Verhalten wieder ein etwas anderes. Im 41. Segment wird nämlich die Leibeshöhle undeutlich und im 42. verschwindet sie. In diesem Segment liegt aber das 34. Urnierenkanälchen. Dieses und die beiden letzten können also keine Trichter mehr besitzen, welche die Verbindung mit der Leibeshöhle vermitteln könnten. Die Anlagen der letzten Urnierenkanälchen stoßen also dorsal und ventral an Bindegewebe: dorsal an das Sklerotom, ventral an das ziemlich dichte embryonale Bindegewebe, in welches sich die Seitenplatten dieser Gegend umgewandelt haben. So lange man die Urnierenkanälchen als Einstülpungen der Leibeshöhlenwand entstehen ließ, hätte man die Thatsache, dass hier, wo es keine Leibeshöhle mehr giebt, noch Urnierenkanälchen entstehen, in keiner Weise zu erklären vermocht. Nun aber wissen wir, dass die Urnierenkanälchen Produkte der ventralen Abschnitte der Urwirbel sind, und begreifen daher ganz wohl, dass sie sich auch dort noch bilden können, wo keine Leibeshöhle mehr vorhanden ist. Immerhin muss aber der Mangel der Leibeshöhle die Bilder, die die Urnierenkanälchen auf Querschnitten geben, etwas modificiren.

Alles in Allem sind also bei diesem Embryo 36 Urnierenkanälchen vorhanden; das erste davon liegt im 9., das letzte im 44. Segment. Die letzten beiden sind aber im höchsten Grade rudimentär, namentlich das letzte, das kaum mehr deutlich abzugrenzen ist und schon an der Seite des postanalen Darmes liegt.

Ganz eben so wie bei diesem Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln ist auch bei einem Embryo mit 74 Urwirbeln im Bereiche der

Anlagen der drei letzten Urnierenkanälchen keine Leibeshöhle mehr vorhanden.

Ich will bei dieser Gelegenheit erwähnen, dass es zwar im Schwanze gerade so wie im Rumpfe zu einer Differenzirung des Mesoderms in Urwirbel und Seitenplatten kommt, dass aber die Seitenplatten keine Höhle umschließen; wenigstens ist eine solche selbst in den frühesten Stadien der Schwanzbildung höchstens dadurch angedeutet, dass die Zellen der Seitenplatten zu zwei, nicht immer ganz deutlich geschiedenen Lagen angeordnet sind. Die Seitenplatten des Schwanzes unterscheiden sich aber auch dadurch von jenen des Rumpfes, dass sie an der ventralen Seite des postanalen Darmes in einander übergehen, und endlich noch dadurch, dass sie sich ganz und gar in Bindegewebe umbilden. —

Der jüngste meiner Pristiurusembryonen, bei dem die Verbindung der Urnierenkanälchen mit den Urwirbeln vollständig gelöst war, hatte ungefähr 83 Urwirbel. Der erste, eben noch merkbare Rest einer Urwirbelkommunikation lag im sechsten Segment. Die zweite Urwirbelkommunikation war besser erhalten; an der Stelle, wo sie sich mit der Wand der Leibeshöhle verband, fand sich eine kleine trichterförmige Vertiefung. Die Urwirbelkommunikation des achten Segmentes war zu einem kleinen Säckchen umgebildet, dessen Wände so beschaffen waren, wie die Wände eines Urnierenkanälchens und das sich nur durch seine geringere Größe von einem gewöhnlichen Urnierenkanälchen unterschied. Wir können daher nicht darüber im Zweifel sein, dass wir es hier mit dem ersten, allerdings rudimentären Urnierenkanälchen zu thun haben. Vom neunten Segment an waren die Urnierenkanälchen gut entwickelt. Im Ganzen zählte ich an diesem Embryo 34 Urnierenkanälchen, die streng metamerisch angeordnet waren; nur das letzte zeigte gar keine Beziehung mehr zur Leibeshöhle.

Von dem vorderen Theil der linken Urniere und von der linken Vorniere dieses Embryo habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 4 *A* und *B* abgebildet. In der Ansicht von der dorsalen Seite (4 *A*) sieht man, wie sich die Urnierenkanälchen über die Vorniere und den Vornierengang hinüberlegen. Das erste unterscheidet sich durch seine geringe Größe auffallend von den übrigen. In einiger Entfernung von ihm, ganz am Vorderende des Modells, ist der Rest der Urwirbelkommunikation des siebenten Segmentes zu sehen. In der Ansicht von der ventralen Seite (4 *B*) sieht man, dass der erste Urnierentrichter medial

vom Hinterende des ersten Vornierenostiums, der zweite unmittelbar nach innen vom zweiten Vornierenostium gelegen ist. Die Vorniere nimmt also bei diesem Embryo eine andere Lage zum proximalen Theil der Urniere ein als beim Embryo mit 78 Urwirbeln. Hier war der erste Urnierentrichter (*uc*,,, medial vom zweiten Vornierenostium (O^{II}), beim Embryo mit 83 Urwirbeln ist er dagegen medial vom ersten Vornierenostium gelegen. Diese Differenz wird daraus verständlich, dass beim Embryo mit 83 Urwirbeln die achte, beim Embryo mit 78 Urwirbeln die neunte Urwirbelkommunikation zum ersten Urnierenkanälchen umgebildet ist. In anderer Weise lässt sich diese Differenz nicht erklären; denn es liegt nicht nur kein Grund zur Annahme vor, dass eines der vordersten Mesodermsegmente zu Grunde gegangen oder ausgefallen sei, sondern es würde selbst bei einer solchen Annahme die Lagebeziehung der Vorniere zur Urniere unverständlich bleiben. Die Schwierigkeit, die sich daraus ergiebt, dass der Rest der Urwirbelkommunikation des siebenten Segmentes nicht, wie beim Embryo mit 78 Urwirbeln, lateral, sondern medial oder doch nahezu medial gelegen ist, kann kaum in Betracht kommen, da von jetzt an die Reste der Urwirbelkommunikationen, welche proximal von der Urniere liegen, durchwegs gegen die Radix mesenterii verschoben erscheinen. Auch der Rest der Urwirbelkommunikation des sechsten Segmentes des Embryo mit 83 Urwirbeln liegt eher medial als lateral. Dieser Embryo zeigt also in Beziehung auf den Beginn seiner Urniere ein singuläres Verhalten, aber ein Verhalten, das, wie wir sehen werden, für die allgemeine Auffassung der Urniere der Selachier von großer Wichtigkeit ist.

Der feinere Bau der Urnierenkanälchen dieses Embryo ist ungemein lehrreich. Schnitte, welche dem der Fig. 4 *b* des nächst jüngeren Embryo entsprechen, zeigen die Urnierenkanälchen fast allseitig geschlossen; man kann einen solchen Querschnitt eines Urnierenkanälchens vielleicht am besten mit einem Ringe vergleichen, aus dem an einer Stelle ein Stück ausgebrochen ist; dort, wo sich die Lücke befindet, wird der Abschluss vom Sklerotom gebildet. Dieses betheiligt sich also jetzt nur mehr in sehr beschränktem Maße an der Zusammensetzung der Wände des Kanälchens. Davon, dass einzelne Zellen des Sklerotoms zu Epithelzellen werden, die sich den Rändern der Epithelplatte des Urnierenkanälchens anschließen, und dass also auf diese Weise die Lücke in der Epithelwand allmählich geschlossen würde, kann gar keine Rede sein; vielmehr

biegen sich, wie wir schon gesehen haben, die Ränder der ventralen Wand der Urnierenkanälchen mehr und mehr auf, während gleichzeitig eine rege Zellvermehrung an diesen Rändern stattfindet; durch diese beiden Processe kommt es allmählich zur Ausbildung einer allseitig geschlossenen epithelialen Wand der Kanälchen.

Es war mir nun von Interesse, zu erfahren, wie sich in Bezug auf den Beginn der Urniere ein anderer, ungefähr gleichaltriger Embryo, ein solcher mit 87 Urwirbeln, verhielt. Bei diesem fand ich die erste Andeutung einer Urwirbelkommunikation im siebenten Segment; deutlicher war die nächstfolgende; hier war wieder an der dorsalen Wand der Leibeshöhle an der Stelle, wo der Rest der Urwirbelkommunikation mit ihr in Verbindung trat, eine kleine trichterförmige Grube bemerkbar. Das erste, allerdings kleine, aber ganz deutliche Urnierenkanälchen lag im neunten Segment, das letzte im 41. Der Embryo besaß also im Ganzen 33 Urnierenkanälchen, demnach um eines weniger als der Embryo mit 83 Urwirbeln. Die Urniere reichte um ein Segment weniger weit nach vorn, endigte aber in demselben Segment wie bei diesem Embryo. Sie reichte aber um drei Segmente weniger weit nach hinten als beim Embryo mit 78 Urwirbeln; vorn dagegen begann sie, wie bei diesem und den meisten Embryonen, im neunten Segment. — Die Urnierenkanälchen waren vollständig abgeschlossen, mit anderen Worten, sie hatten überall epitheliale Wände; wenigstens war auf den Querschnitten nirgends mehr eine deutliche Lücke erkennbar.

Bei einem Embryo mit ungefähr 94 Urwirbeln lag das erste Urnierenkanälchen an der hinteren Grenze des neunten Segmentes, das zweite an der hinteren Grenze des zehnten, das dritte in der Mitte des elften und die folgenden in oder sogar etwas vor der Mitte der Segmente, zu denen sie gehörten. Im Ganzen waren 33 Urnierenkanälchen vorhanden. Ich möchte noch hinzufügen, dass mir dieser Embryo Anfangs dadurch einige Schwierigkeiten machte, dass ich das erste Myotom nicht auffinden konnte. Erst als ich die älteren Embryonen untersucht und hier überall noch das erste Myotom erhalten gefunden hatte, untersuchte ich den Embryo noch einmal und fand jetzt doch einen, allerdings nur auf einige wenige Muskelfasern beschränkten Rest des ersten Myotoms. Wenn ich dies erwähne, so geschieht es desshalb, weil es lehrt, wie vorsichtig man in der Beurtheilung scheinbar abnormer Fälle sein muss.

Ein Embryo mit ungefähr 95 Urwirbeln war, obwohl er nach meiner Zählung um einen Urwirbel mehr hatte als der vorige, doch

in mancher Hinsicht weniger weit entwickelt. So war das erste Myotom besser erhalten, ferner hatte die Vorniere auf der linken Seite noch zwei Ostien und drittens war die Keimdrüsenfalte niedriger als beim Embryo mit 94 Urwirbeln. Das erste, in hohem Grade rudimentäre Urnierenkanälchen lag im neunten Segmente. Im Ganzen zählte ich an dem Embryo 35 Urnierenkanälchen, von denen jedoch das letzte vom vorletzten ziemlich weit getrennt und im höchsten Grade rudimentär war. — Das Plattenmodell (Taf. XVI Fig. 5 *A*) zeigt den Rest der Urwirbelkommunikation des achten Segmentes und vier Urnierenkanälchen, die von vorn nach hinten an Größe zunehmen. Das erste mündet medial vom zweiten Vornierenostium in die Leibeshöhle, also an derselben Stelle, wie in dem Fall Fig. 3 *B* und wie auch bei den Embryonen mit 87 und 94 Urwirbeln.

Der nächste Embryo, dessen Urwirbelzahl mindestens 100, aber keinesfalls viel mehr betrug, bot der Beurtheilung einige Schwierigkeiten, die sich daraus ergaben, dass er sich bei der Fixirung in dorso-ventraler Richtung stark zusammengekrümmt hatte. Die stärkste Krümmung lag ungefähr zwischen siebentem und zwölftem Segment. Das erste Myotom war ziemlich gut erhalten. Das erste, sicher als solches zu erkennende Urnierenkanälchen, lag im neunten Segment. Jedoch fand sich im achten Segment auf der linken Seite ein Gebilde, das möglicherweise als ein allerdings höchst rudimentäres Urnierenkanälchen aufzufassen sein mochte. Eine sichere Entscheidung ließ sich in Anbetracht des erwähnten Übelstandes nicht treffen. Jedes Urnierenkanälchen führte nach kurzem Verlaufe in eine kleine bläschenförmige Erweiterung, die sich dem Vornierengange von oben her auflagerte und seine dorsale Wand etwas eindrückte. Von diesem Bläschen ging ein kurzer Fortsatz nach unten, der in den vordersten Segmenten mit dem Vornierengang in Verbindung trat. Weiter hinten hatte sich noch keine solche Verbindung ausgebildet. Die beiden letzten Urnierenkanälchen waren wieder im höchsten Grade rudimentär, namentlich das letzte, das durch einen beträchtlichen Zwischenraum vom vorletzten getrennt war. Die Gesammtzahl der Urnierenkanälchen betrug 35.

Interessante Verhältnisse bot ein Embryo, der ungefähr 17 mm lang gewesen sei mochte. (Er wurde nicht gemessen; am ersten Kiemenbogen standen vier, am sechsten drei kleine Knötchen.) Hier hatte eine Verschiebung sowohl der Vorniere als der Urniere stattgefunden. Die Vorniere begann im neunten Segment, die Urniere

im zehnten. Das erste Urnierenkanälchen kommunicirte kaum noch mit der Leibeshöhle; bei den darauffolgenden waren aber die Urnierentrichter sehr weit offen. So verhielten sich die Urnierenkanälchen ungefähr bis zum 24. oder 25. Von da an wurden die Urnierentrichter enger und die erste Strecke der Urnierenkanälchen, die von ihnen ausging, zeigte nur ein sehr enges Lumen. In ihrem weiteren Verlaufe führten sie in die erwähnten Bläschen, die alle durch einen kurzen Gang mit dem Vornierengang in Verbindung traten. Damit war der Vornierengang zum Ausführungsgang der Urniere, zum Urnierengang geworden. Wir werden auf diese Verhältnisse im nächsten Kapitel noch ausführlich zurückkommen. — Von dem vorderen Theil der linken Urniere dieses Embryo giebt das auf Taf. XVI Fig. 6 *A* und *B* abgebildete Plattenmodell genaueren Aufschluss. Die Dorsalansicht (6 *A*) zeigt zunächst die schon erwähnte Verengerung des ersten Urnierenkanälchens an seiner Verbindung mit der Wand der Leibeshöhle. Jedes Urnierenkanälchen führt in eine kleine, bläschenförmige Erweiterung, welche, wenn sie auch nicht so groß ist wie in der hinteren Körperhälfte, doch immerhin als ein besonderer Abschnitt des Urnierenkanälchens erscheint. Von hier aus führt die letzte Strecke des Kanälchens nach hinten und unten zum Vornieren- oder jetzt richtiger Urnierengang. — Die Ventralansicht (6 *B*) zeigt die Vornierenostien und die Urnierentrichter. Von dem ersten Trichter ist kaum noch eine Spur erhalten. Die Stelle, an der sich das eingeschnürte Kanälchen mit dem Epithel der Leibeshöhle verbindet, liegt medial vom ersten Vornierenostium, was besonders desshalb von Interesse ist, weil es zeigt, dass Vorniere und Urniere, wenn auch nicht ganz, so doch nahezu gleichmäßig nach hinten verschoben sind. — Die Zahl der Urnierenkanälchen dieses Embryo betrug wieder 36; die beiden letzten waren, wie in den früheren Fällen, im höchsten Grade rudimentär.

Das sind die Thatsachen, welche ich über die erste Entwicklung der Urniere mitzutheilen habe. —

Jeder, der die Entwicklungsgeschichte nicht bloß aus Büchern kennt, weiß, wie schwer es ist, den Zeitpunkt des Beginns der Entwicklung eines Organs genau festzustellen. Diese Schwierigkeit habe ich bei der Untersuchung der Entwicklung der Urniere ganz besonders lebhaft empfunden[1]. Will man den Beginn der Entwicklung

[1] Auch VAN WIJHE erwähnt diese Schwierigkeit (pag. 497).

in das Stadium verlegen, in welchem sich die Urnierenkanälchen von den Urwirbeln ablösen und dadurch jenen Grad von Selbständigkeit erwerben, der sie auch fernerhin charakterisirt, so muss man als erstes Stadium ihrer Entwicklung jenes bezeichnen, in welchem die Embryonen etwa 80 Urwirbel besitzen. Will man dagegen, was ich für richtiger halte, den Beginn der Entwicklung in jenes Stadium verlegen, in welchem sich die ersten Spuren der Veränderungen, welche zur Bildung der Urnierenkanälchen führen, bemerkbar machen, so muss man als jüngstes Stadium dasjenige bezeichnen, in welchem die Embryonen 62—63 Urwirbel besitzen. Dieses Stadium liegt schon jenseits des Höhestadiums der Entwicklung der Vorniere und wir können daher sagen, dass sich bei den Selachiern die Urniere erst zu bilden beginnt, nachdem die Vorniere bereits begonnen hat einer rückschreitenden Metamorphose anheimzufallen. Dies gilt indessen gewiss nicht für alle Wirbelthiere; vielmehr wissen wir, dass bei den Knochenfischen und Amphibien die Vorniere noch in voller funktioneller Thätigkeit steht, lange nachdem sich die Urniere zu bilden begonnen hat. Vielleicht dürfen wir sagen, dass bei jenen Formen, bei welchen die Vorniere rudimentär ist, also bei den Selachiern und Amnioten, die Urniere sich erst dann zu bilden beginnt, wenn die Vorniere das Höhestadium ihrer Ausbildung schon überschritten hat, bei jenen dagegen, bei welchen die Vorniere zu funktioneller Thätigkeit gelangt und im Haushalte der Larven oder Embryonen eine wichtige Rolle spielt, die Vorniere sich erst dann rückbildet, wenn die Urniere im Stande ist, nicht bloß ihre Funktion voll und ganz zu übernehmen, sondern auch die Stickstoffausscheidung des Körpers besser zu besorgen, als es die Vorniere zu thun vermag.

Die Thatsache, dass sich bei den Wirbelthieren mehrere harnbereitende Organe der Reihe nach ablösen, gehört zu den merkwürdigsten Erscheinungen der ganzen Entwicklungsgeschichte. Sie verliert dadurch nicht an Interesse, dass wir einer ganz ähnlichen Erscheinung auch bei einigen Wirbellosen begegnen. So ist es seit Langem bekannt, dass bei den Gastropoden und Lamellibranchiaten lange vor der Entwicklung der bleibenden Niere sogenannte Urnieren zur Ausbildung kommen. Dass diese Urnieren, die mit den Kopfnieren der Annelidenlarven verglichen werden und, wie diese, im Trochophorastadium auftreten, nichts mit den Vornieren oder Urnieren der Wirbelthiere zu thun haben, braucht in Anbetracht des Umstandes,

dass das Trochophorastadium mit keinem Stadium der Wirbelthierentwicklung vergleichbar ist, nicht näher aus einander gesetzt zu werden. Es ist aber von Interesse zu sehen, dass auch bei diesen Formen die Urnieren verschiedene Grade der Ausbildung zeigen. Bei den Süßwasserpulmonaten sind und bleiben sie rudimentär; bei den Landpulmonaten dagegen erreichen sie einen ziemlich hohen Grad der Ausbildung und treten, wie man aus den Harnsäurekonkrementen in ihren Zellen schließen darf, in funktionelle Thätigkeit. Was der Grund dieser Verschiedenheit ist, lässt sich schwer sagen; vielleicht dürfen wir auch hier die äußeren Entwicklungsbedingungen verantwortlich machen.

Sehr interessante Resultate erhält man, wenn man eine gut entwickelte funktionirende Vorniere mit einer Urniere und diese mit einer Nachniere vergleicht. An einem und demselben Thier kann man allerdings diesen Vergleich nicht anstellen, da bei keinem Anamnier eine Nachniere und bei keinem Amnioten eine funktionirende Vorniere zur Ausbildung kommt. Wenn man aber z. B. an einer Larve von Triton taeniatus, bei welcher Vorniere und Urniere ungefähr gleich gut entwickelt sind, beide mit einander vergleicht, oder wenn man die Vorniere einer Larve mit der Beckenniere eines Erwachsenen vergleicht, so findet man, dass der Durchmesser des Glomerulus der Vorniere ungefähr doppelt so groß ist als der Durchmesser eines Glomerulus der Urniere und dass der Durchmesser eines Vornierenkanälchens mindestens um ein Drittel größer ist als der eines mittelweiten Urnierenkanälchens. Ähnliche Resultate ergiebt ein Vergleich der Urniere eines 17 mm langen Kaninchenembryo oder eines älteren Schweineembryo mit der bleibenden Niere eines erwachsenen Kaninchens oder Schweines. Der Durchmesser eines Urnierenglomerulus ist mindestens doppelt so groß als der eines Nierenglomerulus, und der Durchmesser eines Urnierenkanälchens ist fast dreimal so groß als der eines Tubulus contortus der bleibenden Niere. Wir sehen also, dass sowohl die Glomeruli als die Harnkanälchen von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere an Größe abnehmen.

Diese Thatsache muss doch wohl eine physiologische Bedeutung haben. Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, dass ein großer Glomerulus bei sonst gleichem Bau mehr leistet als ein kleiner. Aber eben so wenig kann es zweifelhaft sein, dass mehrere kleine Glomeruli, deren Gesammtvolum dem eines großen gleich ist, mehr leisten als dieser; denn sie besitzen bei gleichem Gesammtvolum

eine sehr viel größere Oberfläche. Wir finden nun, dass zwar die Größe der Glomeruli von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere abnimmt, dass aber andererseits ihre Zahl außerordentlich zunimmt. Die Vorniere besitzt jederseits nur einen einzigen oder vielleicht in einzelnen Fällen einige wenige Glomeruli. Sehr viel größer ist die Zahl der Glomeruli der Urniere; immerhin ist sie aber nicht so groß, dass man sie nicht mit einiger Mühe feststellen könnte. Die Glomeruli der Nachniere genau zu zählen, dürfte sich aber wohl kaum Jemand entschließen können. — Ganz Ähnliches ergiebt ein Vergleich der Harnkanälchen. Ein Kanälchen von größerer Weite wird bei gleicher Länge und auch im Übrigen gleichem Bau mehr leisten als ein enges, weil es eine größere secernirende Oberfläche hat. Aber eine größere Anzahl enger Kanälchen, deren Gesammtquerschnitt gleich ist dem eines großen, wird mehr leisten als dieses. Und nun sehen wir, dass die Weite der Kanälchen zwar abnimmt, ihre Zahl dagegen zu. Die Vorniere eines Petromyzon oder einer jungen Triton- oder Necturuslarve oder eines eben ausgeschlüpften Störs oder Lepidosteus oder endlich einer jungen Forelle besteht nur aus einigen wenigen Schläuchen, deren Windungen ziemlich locker neben einander liegen. Außerordentlich viel größer ist die Zahl der Harnkanälchen einer Urniere; auch liegen sie hier sehr viel dichter neben einander. In der Nachniere endlich ist die Zahl der Harnkanälchen fast ins Ungeheure gestiegen und ihre Windungen sind so dicht und eng durch einander geschoben, dass eine möglichst vollständige Raumerfüllung eintritt. So lehrt also ein Vergleich zwischen Vorniere, Urniere und Nachniere, dass zwar die Größe der Glomeruli und die Weite der Harnkanälchen allmählich abnimmt, dass dagegen die Zahl beider außerordentlich zunimmt. Mit dieser Zunahme der Zahl und Abnahme der Größe muss aber die Funktionsfähigkeit steigen. Dazu kommt noch, dass sich die drei Formen von Nieren nicht bloß in den gröberen Struktureigenthümlichkeiten, in der Größe und Zahl ihrer Glomeruli und Harnkanälchen, von einander unterscheiden, sondern dass sich auch in dem feineren Bau des Epithels der Kanälchen wichtige Unterschiede bemerkbar machen. Zwar stimmen die Epithelien der Harnkanälchen der Hauptsache nach überall mit einander überein; sie lassen sowohl in der Vorniere als in der Urniere und der Nachniere als Ausdruck einer Differenzirung der Filarmasse ihres Zellleibes eine vertikale Streifung erkennen; aber die relative Höhe der Zellen, d. h. ihre Höhe im Vergleich mit dem Durchmesser der Kanälchen,

nimmt von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere allmählich zu. Am niedrigsten sind sie in der Vorniere, am höchsten in der Nachniere. Auch diese Erscheinung können wir kaum anders als im Sinn einer physiologischen Vervollkommnung deuten[1].

So dürfen wir schon einzig und allein auf Grund der anatomischen Thatsachen den Schluss ziehen, dass der Funktionswerth der Vorniere ein geringerer als der der Urniere und dieser ein geringerer als der der Nachniere ist. Eine Vorniere von bestimmter Größe wird in einer gegebenen Zeit weniger Harn secerniren, als ein Stück Urniere von der gleichen Größe, und dieses wieder weniger, als ein gleich großes Stück einer Nachniere. Umgekehrt wird ein relativ kleines Stück einer Nachniere in einer gegebenen Zeit eben so viel Harn secerniren, als ein sehr viel größeres Stück einer Urniere und dieses wieder eben so viel, als ein sehr viel größeres Stück einer Vorniere. Es wird also die Sekretionsgeschwindigkeit von der Vorniere zur Urniere und von dieser zur Nachniere steigen.

Nun wissen wir, dass jede Vervollkommnung der Organisation

---

[1] Über die Zahl und Größe der Glomeruli und Harnkanälchen und über den feineren Bau der letzteren liegen begreiflicherweise sehr zahlreiche Angaben vor. So bemerkt z. B. v. MIHÁLKOWICZ, dass beim Huhn »die MALPIGHIschen Körperchen (der Urniere) sehr groß sind, verhältnismäßig größer als in der Niere«; die Zahl der Urnierenkanälchen des Huhnes schätzt er auf 700—800; ferner hebt er die »excessive Größe« der MALPIGHI'schen Körperchen der Säugethiere und des Menschen hervor. Die Zahl der Glomeruli der Nachniere der Säugethiere wurde zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden hoch veranschlagt; so schätzte sie HUSCHKE auf mehr als zwei Millionen, SCHWEIGGER-SEIDEL auf rund 500 000, während sie die neuesten Untersucher, MILLER und CARLTON, bei der Katze wohl richtiger auf ungefähr 16 000 berechnen. Diese Angaben lehren, wie schwierig eine richtige Schätzung ist; sie zeigen aber doch, dass die Zahl eine sehr große ist. (Vgl. darüber u. A. G. v. MIHÁLKOWICZ, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschr. für Anatomie und Histologie. Bd. II. 1885; F. SCHWEIGGER-SEIDEL, Die Nieren des Menschen und der Säugethiere. Halle 1865; W. S. MILLER und E. P. CARLTON, The relation of the cortex of the cat's kidney to the volum of the kidney, and an estimation of the number of glomeruli. Transact. of the Wisconsin Academy of sciences, arts and letters. Vol. X. 1895; ferner W. KRAUSE, Handbuch der menschlichen Anatomie; HERMANN VIERORDT, Daten und Tabellen. 2. Aufl. 1893 etc.) Meine Angaben beziehen sich durchwegs auf eigene Beobachtungen. Ich habe die Glomeruli und Harnkanälchen verschiedener Thiere bei gleicher Vergrößerung neben einander gezeichnet und die Skizzen mit einander verglichen. Ich habe es absichtlich vermieden, absolute Maßangaben zu machen. Es ist selbstverständlich, dass man nicht die Glomeruli und Harnkanälchen einer schon in Degeneration begriffenen Urniere mit den gleichnamigen Gebilden einer funktionirenden Nachniere vergleichen darf u. dgl. m.

mit einer Vermehrung des Stoffwechsels einhergeht und dass die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels in der Menge des ausgeschiedenen Stickstoffes zum Ausdrucke kommt. Zweimal hat sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung der Wirbelthiere ein Wechsel der harnbereitenden Organe vollzogen: das erste Mal auf dem Wege von den Acraniern zu den Cranioten, das zweite Mal auf dem Wege von den Anamniern zu den Amnioten; beide Male also gerade dort, wo die Gesammtorganisation des Körpers die mächtigste Umgestaltung und Weiterbildung erfuhr und wo dem entsprechend auch die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels eine beträchtliche Steigerung erfahren musste.

Nun ist eine sprunghafte Entwicklung morphologisch undenkbar, weil sie physiologisch unmöglich ist. Die Entwicklung konnte das eine Mal einen rascheren, das andere Mal einen langsameren Schritt gehen, aber nie konnte ein Organ plötzlich, mit einem Schlage, in die Erscheinung treten oder einem anderen Platz machen. Wenn ein Organ berufen war, im Laufe der Phylogenese ein anderes zu ersetzen, so konnte dies nur in der Weise geschehen, dass es Anfangs ein Hilfsorgan des älteren darstellte, und dieses in demselben Maße, als es selbst eine Weiterbildung und Vervollkommnung erfuhr, verdrängte. So konnte auch die Urniere nicht erst dann entstehen, als die Vorniere schon in Degeneration begriffen war, sondern sie musste entstehen, als die Vorniere auf dem Höhestadium ihrer Entwicklung stand, aber für sich allein nicht mehr im Stande war, dem gesteigerten Stickstoffumsatz gerecht zu werden. Und das Gleiche gilt auch von dem Wechselverhältnis zwischen Urniere und Nachniere. So lehrt schon eine einfache Überlegung, dass die Entwicklung des uropoëtischen Systems der Selachier unmöglich das getreue Abbild seiner phylogenetischen Entwicklung sein kann. Bei den Selachiern beginnt sich, wie wir gesehen haben, die Urniere erst zu bilden, wenn die Vorniere bereits das Höhestadium ihrer Ausbildung überschritten hat. Die Inkongruenz zwischen ontogenetischer und phylogenetischer Entwicklung haben wir aber nicht darin zu suchen, dass die Urniere zu spät auftritt, als vielmehr darin, dass sich die Vorniere zu früh rückbildet. Die Faktoren, welche für diese frühzeitige Rückbildung maßgebend waren, wurden im zweiten Kapitel besprochen.

Von diesen Gesichtspunkten bietet ein Vergleich zwischen der Entwicklung der Vorniere und der Urniere ein doppeltes Interesse. Wie wir gesehen haben, gehen beide aus den ventralen Theilen der

Urwirbel, den Urwirbelkommunikationen, hervor. Nun erfährt aber, wie ich schon im ersten Theile der »Theorie des Mesoderms« gezeigt habe, die ventrale Grenze der Urwirbel im Laufe der Entwicklung eine Verschiebung in dorsaler Richtung. Bei einem Embryo mit 14 Urwirbeln liegt sie tief unter dem Niveau der dorsalen Darmwand; auch bei einem Embryo mit 26—27 Urwirbeln, bei welchem die Vorniere in der ersten Bildung begriffen ist, hat sie das Niveau der dorsalen Darmwand noch nicht erreicht; sie liegt unmittelbar ventral von der Stelle, an welcher sich die Vorniere bildet; bei einem Embryo mit 35 Urwirbeln liegt sie ungefähr in gleicher Höhe mit der dorsalen Darmwand; bei einem Embryo mit 45 Urwirbeln liegt sie im Niveau der ventralen Wand der Aorta. Damit ist ein gewisser Stillstand in der Verschiebung der ventralen Urwirbelgrenze eingetreten. Bei Embryonen mit 62—63 Urwirbeln, also gerade in dem Stadium, in welches wir die erste Anlage der Urnierenkanälchen verlegen müssen, beginnt sich der laterale Theil des Urwirbels, die Hautmuskelplatte oder das Myotom, ventralwärts zu senken und zwischen Ektoderm und parietaler Seitenplatte vorzuwachsen. Dieser Process schreitet dann immer weiter und weiter und führt schließlich dahin, dass sich die Myotome der rechten und linken Körperhälfte in der Mitte der ventralen Bauchwand begegnen und hier nur durch das longitudinale ventrale Muskelseptum von einander geschieden werden.

Zur Zeit, als sich die Urnierenkanälchen zu bilden beginnen, hat sich die ventrale Urwirbelgrenze so weit dorsalwärts verschoben, dass die Vornierenostien nicht mehr in die Urwirbelhöhlen, sondern in die Leibeshöhle münden. Vornieren- und Urnierenkanälchen gehen also aus den jeweilig am meisten ventral gelegenen Theilen der Urwirbel hervor; zugleich aber leitet sich die Vorniere von einem mehr ventral gelegenen Theile des Mesoderms ab als die Urniere. Damit ist also ein gemeinsamer, zugleich aber auch ein unterscheidender Charakter in der Entwicklung der beiden Organe gegeben. — Dass sich an der Bildung der Vorniere ausschließlich die laterale Lamelle des Urwirbels betheiligt, indem sie in einer Reihe auf einander folgender Segmente Ausstülpungen hervortreibt, hat zuerst VAN WIJHE mit allem Nachdrucke betont. Dass die Urnierenkanälchen nicht, wie man bis dahin glaubte, aus einer Serie von Peritonealausstülpungen, sondern aus den einander folgenden Urwirbelkommunikationen hervorgehen, hat zuerst A. SEDGWICK erkannt. So weit sich seine Untersuchungen auf die Selachier beziehen, standen ihm die

Präparate BALFOUR's zu Gebote und dieser hat sich auch später der Auffassung seines Schülers vollkommen angeschlossen. Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes, namentlich aber mit Rücksicht darauf, dass die Untersuchungen VAN WIJHE's und RÜCKERT's, die gegenwärtig fast ausschließlich citirt werden, in diesem Punkte nichts Neues gebracht haben, will ich die wichtigsten Sätze aus der Arbeit SEDGWICK's[1] wörtlich hierher setzen. SEDGWICK schreibt: »On examining specimens of young Elasmobranch (Scyllium, Pristiurus, Torpedo) embryos, I found that the passage connecting the general body-cavity with that in the muscle-plates persisted later, than had been described. Its connection with the ventral dilatation of the muscle-plate cavity is carried ventralwards so far as the outer dorsal corner of the segmental duct; so that it appears as a canal opening into the body-cavity just internal to the segmental duct, and thence curling round its dorsal wall to open into the muscle-plate cavity. The ventral outer wall of this passage is formed of large columnar cells, the inner and dorsal wall of much flatter cells, as seen in transverse sections. — At the next stage of development the passage become quite separated from the muscle-plate cavity, and now lies as a blind tube, opening into the body-cavity internal to the segmental duct, its blind outer end being applied to the ventral dilatation of the muscle-plate body-cavity. This blind tube is the commencement of a segmental tube« (pag. 164 und 165). Die Darstellung VAN WIJHE's unterscheidet sich von dieser schlichten Beschreibung eigentlich nur dadurch, dass sie eine Menge neuer Namen für längst bekannte Begriffe einführt; sie lautet: »Die Höhle jenes Stieles[2] (das Mesocölom) setzt die Höhle des Myotoms (das Myocölom) in Kommunikation mit der Leibeshöhle (dem Metacölom). Wenn nun das Myotom sich von seinem Stiele abschnürt, wird derselbe dadurch umgebildet in ein Blindsäckchen, dessen Hohlraum nur noch mit dem Metacölom kommunicirt. Die Wandung dieses Blindsäckchens besteht also wie diejenige der Leibeshöhle und des Myocöloms aus einem Abschnitt der Somatopleura und der Splanchnopleura. Die Splanchnopleura desselben hat durch Zellproliferation ein Sklerotom geliefert, während die Somatopleura einschichtig geblieben ist und

[1] ADAM SEDGWICK, Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the chick. Quarterly Journal of microscopical science. New series. Vol. XX. 1880.

[2] Es ist hier die Urwirbelkommunikation gemeint, für welche später auch LAGUESSE den Ausdruck »pédicule« gebrauchte.

aus viel höheren Zellen besteht« (pag. 489). Am genauesten beschreibt RÜCKERT die Wände der Urwirbelkommunikationen, indem er sagt: »Die viscerale Somitenwand erscheint unterhalb der Stelle, an welcher die Zellen des Sklerotoms austreten, verdünnt und aufgelockert, ihre Zellen stehen mit ihrem Längsdurchmesser nicht mehr senkrecht zur Oberfläche des Blattes, sondern liegen der Fläche nach ausgebreitet. Die Veranlassung zu dieser Strukturveränderung mag einmal in der Dehnung des betreffenden Urwirbelabschnittes zu suchen sein, welcher das an der konvexen Seite gelegene viscerale Blatt in stärkerem Maße ausgesetzt sein musste als das parietale; hauptsächlich aber in dem unmittelbar darüber stattfindenden Austritt der Sklerotomelemente« (pag. 252). Die Umbildung der Urwirbelkommunikationen zu den Urnierenkanälchen beschreibt RÜCKERT ganz eben so wie SEDGWICK. In seinem Referate über die Entwicklung der Exkretionsorgane vom Jahre 1892 bemerkt RÜCKERT in einem Kapitel, das im Übrigen nur phylogenetischen Spekulationen gewidmet ist, »dass bei dem Auswachsen des Urnierenkanälchens vorzugsweise, vielleicht ausschließlich, das parietale Blatt des Nephrotoms betheiligt ist, während das viscerale in Folge der austretenden Sklerotomelemente stark rareficirt erscheint« (pag. 678). Da nicht gesagt wird, ob und welche neuen Beobachtungen dieser Bemerkung zu Grunde liegen, so glaube ich dieselbe bloß als eine Vermuthung auffassen zu sollen und halte mich an das, was RÜCKERT in seiner Arbeit über die Entwicklung der Exkretionsorgane der Selachier sagt. — Sicher ist, dass weder RÜCKERT noch VAN WIJHE das Detail der Vorgänge, die sich bei der Umwandlung der Urwirbelkommunikationen zu den Urnierenkanälchen abspielen, beobachtet haben; aber gerade dieses Detail ist für das Verständnis des ganzen Processes von der größten principiellen Wichtigkeit. Ich will zunächst das, was ich auf den vorhergehenden Seiten im Einzelnen geschildert habe, an der Hand einiger schematischer Zeichnungen in Kürze zusammenfassen.

Jede Urwirbelkommunikation lässt Anfangs (vgl. Textfig. 38) auf dem Querschnitte eine mediale, zugleich dorsale und eine laterale, zugleich ventrale Wand unterscheiden. Die laterale Wand ist eine direkte Fortsetzung der Cutislamelle des Urwirbels und besteht wie diese aus einem einschichtigen hohen Cylinderepithel. Die mediale Wand zeigt einen wesentlich anderen Bau; an ihr können wir einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt unterscheiden. Der ventrale Abschnitt besteht aus einem niedrigen, kubischen Epithel und liegt

der Seitenwand der Aorta auf; der dorsale, der sich nach aufwärts bis zum ventralen Rand der Muskellamelle erstreckt, besteht aus dem embryonalen Bindegewebe des Sklerotoms. Später (Fig. 39)

Fig. 38.

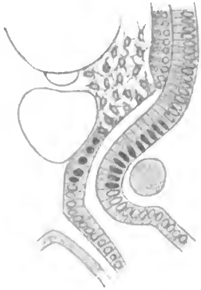
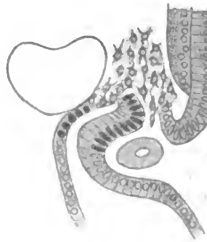
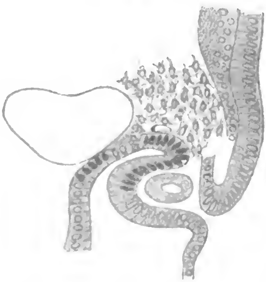


Fig. 39.



löst sich der Zusammenhang der Cutislamelle mit der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation und diese wächst nun allmählich (vgl. Fig. 39 und 40) dem epithelialen Abschnitt der medialen Wand entgegen. Durch lange Zeit ist also die dorsale Wand eines in Bildung begriffenen Urnierenkanälchens unvollständig, d. h. ein Theil derselben wird von den Zellen des Sklerotoms gebildet. Schließlich aber wird das Sklerotom vollständig ausgeschaltet und das Urnierenkanälchen bekommt dadurch eine allseitig epitheliale Begrenzung. — Nach Ablauf dieses Processes stellt jedes Urnierenkanälchen ein kleines Blindsäckchen dar, dessen offenes Ende als Urnierentrichter in die Leibeshöhle mündet, während der blindgeschlossene Grund sich über den Vornierengang hinüberlegt. Da nun von diesem Grunde aus die ganze Weiterbildung des Urnierenkanälchens erfolgt, derselbe

Fig. 40.



aber aus der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation entstanden ist, so ist klar, dass die laterale Lamelle des Mesoderms bei der Entwicklung der Urnierenkanälchen eine ungleich größere Rolle spielt als die mediale; ja, diese betheiligt sich nur in so fern an dem Aufbau der Urnierenkanälchen, als sie die mediale Umrandung der Urnierentrichter liefert.

Dort, wo es keine Leibeshöhle und im Zusammenhange damit auch keine Urnierentrichter mehr giebt, nämlich am Hinterende des Rumpfes und am Anfang des Schwanzes, nimmt daher auch die mediale Lamelle des Mesoderms gar keinen Antheil mehr an der Bildung der Urnierenkanälchen; diese entstehen hier einzig und allein auf Kosten der lateralen Lamelle.

Es würde uns daher auch nicht Wunder nehmen können, wenn bei solchen Thieren, bei welchen es überhaupt nicht zur Bildung von Urnierentrichtern kommt, die mediale Lamelle des Mesoderms von der Bildung der Urnierenkanälchen ganz ausgeschlossen wäre. — Eine andere Thatsache von großer allgemeiner Bedeutung ist die, dass sich Urnierenkanälchen auch im Bereiche der Vorniere bilden. Auf diese Thatsache haben schon Rückert und van Wijhe aufmerksam gemacht; ihre Darstellung schien mir aber nicht so beweisend zu sein, um nicht doch noch einen Zweifel an der Richtigkeit ihrer Deutung aufkommen zu lassen, und dies war einer der Hauptgründe, die mich veranlassten, Plattenmodelle anzufertigen. Diese Modelle haben jeden Zweifel beseitigt und gezeigt, dass die Urniere in der Regel zwei Segmente weit in den Bereich der Vorniere hineinreicht. Die Vorniere entwickelt sich im siebenten, achten, neunten und zehnten Segment; die Urniere beginnt (mit Ausnahme eines einzigen Falles) im neunten Segment. Immer ist das erste Urnierenkanälchen auffallend klein, erheblich kleiner als die folgenden, und man gewinnt dadurch den Eindruck, als sei der vorderste Abschnitt der Urniere im Schwinden begriffen. Dieser Eindruck wird noch durch den Umstand verstärkt, dass ausnahmsweise, wie bei dem Embryo mit 83 Urwirbeln, schon im achten Segment ein Urnierenkanälchen zur Entwicklung kommen kann. Es liegt daher auch die Annahme nahe, dass ursprünglich die Urniere eben so weit nach vorn gereicht habe als die Vorniere.

Dies führt andererseits zur Frage, ob nicht vielleicht auch die Vorniere ursprünglich eine größere Ausdehnung besessen habe und ob sie sich, wie die Urniere, ursprünglich durch den ganzen Rumpf erstreckt habe. Diese Frage ist in neuerer Zeit wiederholt erörtert

worden und es haben sich namentlich RÜCKERT, SEMON und WIEDERSHEIM zu Gunsten einer solchen Annahme ausgesprochen. RÜCKERT ist zu derselben durch die Auffassung geleitet worden, dass die Urniere so zu sagen eine vermehrte und verbesserte Auflage der Vorniere sei oder, wie RÜCKERT selbst sich ausdrückt, dass die Urnierenkanälchen »eine zweite, vervollkommnete Generation« der Vornierenkanälchen vorstellen. Ich kann mir bei dieser von RÜCKERT u. A. oft wiederholten Phrase nicht viel denken; meiner Meinung nach muss eine zweite Generation doch wohl von einer ersten abstammen. Man wäre also nur dann berechtigt, die Urnierenkanälchen eine zweite Generation der Vornierenkanälchen zu nennen, wenn sie aus diesen hervorgingen. Dies ist aber, wie RÜCKERT selbst weiß, nicht der Fall, und daher fällt auch seine Phrase in nichts zusammen. SEMON findet nun freilich die Auffassung RÜCKERT's ganz zutreffend und meint, der Schluss, »dass sich ursprünglich die Vorniere in voller Ausbildung von der Herz- bis zur Kloakengegend erstreckt habe«, folge »direkt« aus der RÜCKERT'schen Auffassung und sei daher auch durchaus berechtigt[1]. Übrigens ändert SEMON den Satz RÜCKERT's etwas ab, indem er schreibt: »Die Urniere ist nichts Anderes als eine zweite, dorsal und lateral von den primären Kanälen, den sogenannten Vornierenkanälen, aufgetretene Generation von Exkretionskanälen[2]«. Bald darauf fällt er aber wieder in die RÜCKERT-sche Schreibweise und meint, die Urniere sei eine zweite Generation der Vorniere[3]. — Es geschieht nicht zum ersten Male, dass ein Schlagwort an sich klare Begriffe verwirrt; man setze an die Stelle des Satzes: »Die Urnierenkanälchen sind eine zweite Generation von Vornierenkanälchen« die Worte: »Die Urnierenkanälchen sind eine zweite Serie von Exkretionskanälchen«, und man hat das thatsächliche Verhalten in genügend scharfer Weise zum Ausdrucke gebracht, ohne eine ganz unnöthige und widersinnige Hypothese eingeschmuggelt zu haben.

SEMON meint, dass zu Gunsten der Ansicht, die Vorniere habe sich ursprünglich durch den ganzen Rumpf erstreckt, der Umstand spreche, dass sich bei Ichthyophis die Vorniere im Höhestadium

---

[1] R. SEMON, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Jena 1891. Separatausgabe. pag. 62.

[2] R. SEMON, Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere und Nebenniere und ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anzeiger. V. Jahrg. 1890. pag. 469.

[3] l. p. c. pag. 482.

ihrer Ausbildung über 12—13 Segmente erstreckt, sowie dieselbe hier überhaupt einen Grad der Ausbildung erfährt, welcher weit über Alles bis dahin Bekannte hinausgeht. So interessant die Mittheilungen SEMON's sind, so kann ich ihnen doch eine solche Beweiskraft nicht zuerkennen. Die Zahl der Vornierensegmente ist bei den verschiedenen Formen eine sehr verschiedene und sie ist keineswegs bei den niedrigsten Formen am größten, bei den höchsten am geringsten. Sie scheint mit der Organisationshöhe in keiner direkten Beziehung zu stehen; wohl aber dürfte sie innerhalb einer engbegrenzten Gruppe mit der Zahl der Rumpfsegmente in einer gewissen Wechselbeziehung stehen. So treffen wir unter den Selachiern bei den Rajiden, bei welchen die Zahl der Rumpfsegmente eine größere ist, auch eine größere Zahl von Vornierensegmenten als bei den Squaliden. Und das Gleiche ist bei den Amphibien der Fall; es müsste sonderbar zugehen, wenn Ichthyophis mit ihrer großen Zahl von Rumpfsegmenten die gleiche Zahl von Vornierensegmenten wie die Urodelen und Anuren besäße, deren Rumpf aus sehr viel weniger Segmenten besteht. — Auf das Verhalten von Bdellostoma soll gleich näher eingegangen werden.

Wie erwähnt, hat sich auch WIEDERSHEIM[1] der Ansicht angeschlossen, dass sich die Vorniere »einst durch das ganze Cölom hindurch« erstreckt habe. WIEDERSHEIM stützt sich dabei darauf, dass er nicht im Stande war, an den von ihm untersuchten Schildkröten- und Krokodilembryonen irgend eine Grenze zwischen Vorniere und Urniere zu finden. Wie ich später zeigen werde, hat WIEDERSHEIM die Vorniere der Reptilien überhaupt nicht erkannt und sein vermeintlicher Beweis kommt daher ganz in Wegfall.

In jüngster Zeit hat nun PRICE eine kurze Mittheilung über die Entwicklung von Bdellostoma publicirt, die schon wegen des Untersuchungsobjektes allein der größten Beachtung sicher ist[2]. PRICE hat gefunden, dass sich das Exkretionssystem bei den jüngsten von ihm untersuchten Embryonen, die immerhin schon mehr als 2 cm lang waren, durch 69 Segmente erstreckte. Er glaubt, dieses Exkretionssystem als Vorniere deuten zu dürfen. Die von ihm mitge-

[1] R. WIEDERSHEIM, Über die Entwicklung des Urogenitalsystems bei Krokodilen und Schildkröten. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.

[2] G. C. PRICE, Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma Stouti Lockington). Aus dem histologischen Laboratorium zu München. Sitzungsberichte der mathem.-physik. Klasse der königl. Akademie der Wissenschaften in München. Bd. XXVI. 1896. Heft 1.

theilten Thatsachen scheinen mir indessen weit davon entfernt zu sein, diese Auffassung zu rechtfertigen. Die von ihm untersuchten Embryonen waren offenbar weit über jene Stadien hinaus, in welchen sich die ersten Vorgänge der Vornierenbildung abspielen. PRICE scheint überdies nicht im Stande gewesen zu sein, bei älteren Embryonen Vorniere und Urniere von einander zu trennen; nur so kann ich seine Bemerkung verstehen, dass sich Vorniere und Urniere »aus einer in jeder Beziehung gleichartigen und einheitlichen Embryonalanlage differenziren«. Der Verdacht, dass die vermeintliche Vorniere eigentlich eine Urniere sei, scheint mir auch noch durch den Schlusssatz gerechtfertigt zu werden, dass »ein Larvenstadium bei Bdellostoma offenbar nicht existirt und die Entwicklung an diesem meroblastischen Eie direkt« verlaufe. Letztere Thatsache widerspricht Allem, was wir sonst über jene Thierformen wissen, welche eine gut entwickelte Vorniere besitzen. Man möge sich hier nicht auf die Teleostier berufen, die auch meroblastische Eier besitzen und doch eine gut entwickelte Vorniere aufweisen; denn sie verlassen, wenn auch nicht als Larven, so doch in unreifem Zustande das Ei. Von den Embryonen der Myxinoiden ist dies aber nach Allem, was wir jetzt über den Bau ihrer Eier wissen, gar nicht zu erwarten[1].

Ich will mit dem Gesagten keineswegs die Möglichkeit bestreiten, dass sich die Vorniere in alten Zeiten wirklich einmal durch den ganzen Rumpf erstreckt habe, sondern möchte nur vor übereilten phylogenetischen Spekulationen warnen und zeigen, dass unsere bisherigen Erfahrungen zu einem solchen Schlusse noch nicht berechtigen.

In seinem früher erwähnten Referate bemerkt RÜCKERT, dass die Resultate der neueren Untersuchungen über die Entwicklung der Vorniere »eine ziemliche Übereinstimmung« erkennen lassen. Ich weiß

[1] Nachträgliche Bemerkung. Wenige Tage nach Abschluss dieser Arbeit war mir in München durch die Liebenswürdigkeit des Herrn PRICE Gelegenheit geboten, einige seiner Präparate von Myxine in Augenschein zu nehmen. Ich kann aber auch jetzt an dem oben Gesagten nichts ändern; ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass die von PRICE gefundenen Exkretionsorgane nicht die Vornieren, sondern die Urnieren sind. Eine eingehendere Besprechung oder Kritik seiner Befunde halte ich aber, so lange dieselben nicht ausführlich veröffentlicht sind, nicht für angemessen. Selbstverständlich verlieren die Untersuchungen PRICE's, selbst wenn seine Deutung nicht richtig ist, durchaus nicht an Interesse und Werth.

nicht, worin Rückert diese Übereinstimmung erblickt. Freilich darüber, was man bei den Teleostiern oder Amphibien als Vorniere zu bezeichnen habe, sind die Meinungen nicht getheilt, wohl aber darüber, was bei den Amnioten als solche zu bezeichnen sei. Während die Einen die Vorniere als einen Theil der Urniere beschrieben haben, haben die Anderen umgekehrt den proximalen Theil der Urniere als Vorniere beschrieben. Eine Übereinstimmung der Angaben und Deutungen ist nicht zu erkennen.

Ich will zunächst von der sehr umfangreichen Litteratur über diesen Gegenstand ganz absehen und vor Allem die Frage erörtern, an welcher Stelle man bei den Amnioten die Vorniere zu suchen

Fig. 41.

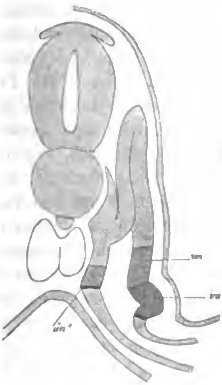
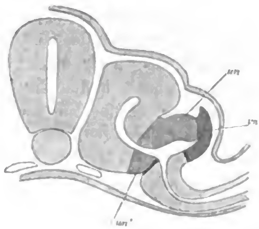


Fig. 42.



hat. Im zweiten Kapitel wurde erwähnt, dass die Vorniere der Amnioten von Hause aus als rudimentäres Organ angelegt wird, und es wurden zugleich die Gründe entwickelt, wesshalb eine gut entwickelte, funktionirende Vorniere hier nicht zur Ausbildung gelangt. Unter den anderen Wirbelthieren besitzen, so viel bekannt, nur die Selachier eine rudimentäre Vorniere, bei allen anderen ist sie gut ausgebildet und durch längere Zeit funktionsfähig. Es eignen sich daher die Selachier in ganz ausgezeichneter Weise zur Beantwortung der Frage, wie eine rudimentäre Vorniere aussieht und wo und wie sie sich entwickelt.

Ich habe in nebenstehender Fig. 41 in einen Querschnitt durch die hintere Hälfte der Vornierengegend eines Pristiurusembryo mit 37 Urwirbeln bei *vn* den Vornierenwulst und bei *un* und *un*¹ jene Abschnitte des Urwirbels, aus denen sich später ein Urnierenkanälchen entwickelt, mit dunklerer Farbe eingetragen. Die Vorniere bildet also einen ventral an der lateralen Wand der Urwirbelkommunikation gelegenen Wulst, aus welchem nach hinten der Wolff'sche Gang hervorwächst.

In Fig. 42 habe ich einen Querschnitt durch die Mitte eines Embryo von Lacerta agilis mit 11 Urwirbeln gezeichnet; das Bild entspricht nur in so fern nicht genau den thatsächlichen Verhältnissen, als es noch eine Verbindung der Urwirbel mit den Seitenplatten zeigt, während in Wirklichkeit an dem der Figur zu Grunde gelegten Schnitt die Seitenplatten an den mit zwei dicken Strichen angegebenen Stellen von den Urwirbeln abgetrennt sind und hier in einander umbiegen. Die korrespondirenden Abschnitte des Mesoderms dieses Querschnittes und des Querschnittes durch den Pristiurusembryo sind durch die gleichen Farbennuancen kenntlich gemacht. Wir treffen also zunächst, von den Seitenplatten medianwärts vorschreitend, wieder einen Wulst (*vn* Fig. 42), der sich, wie bei Pristiurus, nach hinten in den Wolff'schen Gang fortsetzt, und können nicht darüber im Zweifel sein, dass dieser Wulst dem Vornierenwulst von Pristiurus entspricht und daher auch als solcher zu bezeichnen ist. — Medial vom Vornierenwulst, bei *un*, und ihm gegenüber, bei *un*¹, sind die Wände des künftigen Urnierenkanälchens zu sehen. Diese drei Theile zusammengenommen ($un + un^1 + vn$) bezeichnet man seit Rathke als »Segmentalbläschen« oder auch als »Urnierenbläschen«, Ausdrücke, die in so fern ganz zutreffend sind, als diese Bläschen in der That segmental angeordnet sind und als aus dem größten Theile ihrer Wand die Urnierenkanälchen hervorgehen; aber man darf dabei nicht vergessen, dass der Wulst, zu dem ihre laterale Wand hervorgewölbt ist, nicht die Anlage der Urniere, sondern die Vorniere ist. — Ich bezeichne also als Vorniere bei den Reptilien den Wulst, der sich in einer bestimmten Anzahl von Segmenten (bei Lacerta vom fünften an) an der lateralen Wand der »Segmentalbläschen« findet. Dieser Wulst muss natürlich, ähnlich wie bei den Selachiern, aus einer bestimmten Zahl von Segmenten bestehen. Die einzelnen Segmente vereinigen sich mit einander zu einem Gang (dem Sammelrohr der Vorniere im Sinne Rückert's) und dieser setzt sich nach hinten in den Wolff'schen

Gang fort, den man, gerade so wie bei den Selachiern, so lange er noch keine Urnierenkanälchen aufgenommen hat, als Vornierengang, sobald diese Verbindung eingetreten ist, als Urnierengang bezeichnen mag.

Die Frage, ob und wie viele Vornierenglomeruli bei den Reptilien zur Ausbildung kommen, bleibt, vor der Hand wenigstens, nur von untergeordnetem Interesse, da wir von den Selachiern her wissen, dass ein Glomerulus nicht zu den nothwendigen Attributen einer rudimentären Vorniere gehört.

Fig. 43.



Während die Fig. 42 nur ganz im Allgemeinen die Beziehungen zwischen Vorniere und Urniere von Lacerta zur Anschauung bringen soll, zeigt uns die Fig. 43 die Vorniere (*vn*) der Blindschleiche in detaillirterer Ausführung[1]. Der Schnitt stammt von einem Embryo mit 15 Urwirbeln; der Vornierenwulst beginnt an der hinteren Grenze des fünften Urwirbels und der abgebildete Schnitt geht ziemlich genau durch die Mitte des siebenten Urwirbels. Irgend eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Bezirken des Urwirbels ist noch nicht zu sehen. Die Seitenplatten sind ventral vom Vornierenwulst vom Urwirbel deutlich abgesetzt und es hat daher STRAHL[2] ganz Recht, wenn er von der Eidechse, von der, wie früher erwähnt, das Gleiche gilt, angiebt, »dass die erste Anlage der Segmentalbläschen und des WOLFF'schen Ganges in den Urwirbeln zu suchen ist«.

[1] Diese und die folgenden Textfiguren sind leider bei der Reproduktion sehr unvollkommen ausgefallen.

[2] J. STRAHL, Über den WOLFF'schen Gang und die Segmentalbläschen bei Lacerta. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. 1886. Nr. 3.

Es ist nun auch nicht schwer, sich auf Grund der im Vorstehenden dargelegten Auffassung in den zahlreichen, über die Entwicklung der Vorniere und Urniere und des WOLFF'schen Ganges der Reptilien vorliegenden Angaben zurechtzufinden. Man braucht dabei nur im Auge zu behalten, dass die Anlage der Urniere sich eben so weit nach vorn erstreckt als der Vornierenwulst, und dass es daher sehr leicht geschehen kann, dass man den vordersten Abschnitt der Urniere als Vorniere und den Vornierenwulst einfach als Anlage des WOLFF'schen Ganges deutet. Es ist indessen nicht meine Absicht, die gesammte Litteratur über diesen Gegenstand zu besprechen, sondern ich will nur einige besonders wichtige Arbeiten hervorheben; auch sollen die spärlichen Angaben, nach welchen der WOLFF'sche Gang aus dem Ektoderm entstehen soll, unberücksichtigt bleiben[1].

Zunächst wird es uns verständlich, dass BRAUN und BALFOUR die Existenz einer Vorniere bei den Reptilien in Abrede stellen konnten; sie haben eben den proximalen Abschnitt der Urniere ganz richtig als solchen erkannt und den Vornierenwulst einfach als Anlage des WOLFF'schen Ganges gedeutet. — G. v. MIHÁLKOWICZ hat in seiner bekannten Arbeit[2] das proximale Ende der Urniere für die Vorniere gehalten; er spricht die Vermuthung aus, dass »bei den Reptilien die zuerst entstehenden proximalen Kanälchen des Exkretionsapparates der Vorniere der Amphibien entsprechen, hauptsächlich darum, weil sie zu einer Zeit mit dem Cölom in Verbindung standen, während das bei den Kanälchen der Urniere nie der Fall

---

[1] Wie wenig diese Angaben auf eine Berücksichtigung Anspruch erheben können, mögen ein paar Sätze aus einer Abhandlung von J. v. PERÉNYI zeigen (Entwicklung des Amnion, WOLFF'schen Ganges und der Allantois bei den Reptilien [Auszug aus dem Ungarischen.] Zoolog. Anzeiger. 1888). Hier heißt es u. A.: »Die WOLFF'schen Zellen (!) scheiden sich langsam vom Ektoderm ab, und zwar weder gleichförmig in der Länge des Embryo, noch als dichte, stabförmige Gebilde, sondern ohne Zusammenhang, zerrissen, in Massen von zwei bis vier Zellen, und zwar im Abschnürungswinkel des Ursegmentes in Massen von drei bis vier Zellen, in den Segmentalbläschen in Massen von zwei bis drei Zellen.« Diese ganze Art der Darstellung lässt auf eine höchst oberflächliche Untersuchung schließen. Es thut mir leid, hier auch K. MITSUKURI nennen zu müssen, dessen Mittheilung über den ektodermalen Ursprung des WOLFF'schen Ganges in demselben Jahre erschienen ist (The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia. Zoolog. Anzeiger. 1888). Diese kurze »vorläufige Mittheilung« sticht in auffallender Weise von den späteren vortrefflichen Arbeiten dieses Forschers ab.

[2] G. v. MIHÁLKOWICZ, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Intern. Monatsschrift für Anatomie und Histologie. 1885. Bd. II.

ist«. Dass der von v. MIHÁLKOWICZ angeführte Grund gar keine Beweiskraft besitzt, braucht heute wohl kaum mehr erwähnt zu werden. — C. K. HOFFMANN[1] hat die Anlage der Vorniere von Lacerta in den jüngsten Stadien ganz richtig erkannt, später aber die vordersten Urnierenkanälchen für Vornierenkanälchen gehalten. Man kann ihm ganz beistimmen, wenn er sagt: Die Anlage der Vorniere besteht »aus einer segmentirten Falte oder einer Reihe segmentaler Ausstülpungen der Somatopleura, welche sich dort bildet, wo der Somit in die Seitenplatte übergeht«[2]; auch ist es durchaus richtig, wenn er schreibt: »Bei den Eidechsen entstehen im Bereich der Vorniere ebenfalls Urnierenkanälchen, indem sie nämlich mit dem Pronephros in ähnlicher Weise als die hinterwärts folgenden mit dem WOLFF'schen Gang in offene Verbindung treten«[3]. Nun fällt er aber in den oben gerügten Fehler, indem er das Vorderende der Urniere für die weiter ausgebildete Vorniere hält und daher von »Urnierenkanälchen der Vorniere« und »Urnierenkanälchen der Urniere« spricht und angiebt, dass zwischen Vorniere und Urniere keine Grenze zu finden sei. — Am weitesten in dieser fehlerhaften Darstellung ist WIEDERSHEIM[4] gegangen. Er sagt, es sei »einfach unmöglich«, beim Krokodil und der Schildkröte Vorniere und Urniere scharf von einander abzugrenzen. Nichtsdestoweniger scheint es ihm »keinem Zweifel unterliegen zu können«, dass die vordersten Drüsenschläuche des von ihm beschriebenen »embryonalen Exkretionsorgans« einer Vorniere entsprechen. Dafür spreche erstens ihre Lage und zweitens »der rudimentäre Charakter jener Drüsenschläuche, welche offenbar schon auf den Aussterbe-Etat gesetzt sind«. Dass diese Gründe keineswegs maßgebend sein können, liegt klar zu Tage; denn, was erstens die Lage betrifft, so kann diese schon desshalb für die Auffassung nicht bestimmend sein, weil die Urniere genau eben so weit nach vorn reichen kann als die Vorniere; und was zweitens den »rudimentären Charakter« der vordersten Kanälchen betrifft, so kann, wie das Beispiel der Selachier lehrt, auch der vorderste Abschnitt der Urniere rudimentär werden oder aber gleich von Anfang an rudimentär angelegt werden. Wenn ferner WIEDERSHEIM auch auf das Verhalten der Glomeruli Gewicht legt, so kann ich nur nochmals betonen, dass eine rudimentäre Vorniere keinen Glomerulus zu be-

[1] C. K. HOFFMANN, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschrift für wiss. Zoologie. Bd. XLVIII. 1889.

[2] l. c. pag. 264. [3] l. c. pag. 271. [4] l. a. c.

sitzen braucht. WIEDERSHEIM ist nicht im Stande, an seinen Objekten anzugeben, wie weit die Vornierenglomeruli reichen und wo die Urnierenglomeruli beginnen, und es steht nichts der Annahme im Wege, dass alle von ihm nachgewiesenen Glomeruli der Urniere angehören. Die von WIEDERSHEIM untersuchten Embryonen waren weit über das Stadium der Vornierenbildung hinaus (der jüngste Embryo von Crocodilus biporcatus maß 10 mm, der jüngste von Chelonia midas 13 mm), und bei dem Bestreben, auch an ihnen eine Vorniere zu erkennen, konnte leicht eine irrige Deutung der beobachteten Thatsachen entstehen. —

Viel schwieriger ist es, die Angaben über die Vorniere der Vögel unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zu bringen. Seitdem BALFOUR und SEDGWICK[1] und unabhängig von ihnen GASSER und SIEMERLING[2] den Versuch gemacht haben, bei den Vögeln eine Vorniere nachzuweisen, wurde dem Gegenstande von allen Seiten die größte Beachtung geschenkt. Auch hier zieht sich durch alle Arbeiten der leitende Gedanke, dass eine Vorniere vorhanden sein müsse, und die Überzeugung, dass dies der Fall sei, hat auch hier zu manchen Fehlschlüssen geleitet. Zunächst haben BALFOUR und SEDGWICK ihre ursprüngliche Auffassung nicht unwesentlich modificirt, und namentlich BALFOUR hat sich noch zuletzt in seinem Lehrbuche[3] ungemein vorsichtig und zurückhaltend geäußert. Später hat sich auch MIHÁLKOWICZ[4] Denen angeschlossen, die die Existenz einer Vorniere bei den Vögeln behauptet hatten. Er schreibt u. A.: »Bei Vögeln sind sowohl die Kanälchen als auch die freien Glomeruli der »Vorniere gut entwickelt, nur dass die ersteren von sehr kurzer Dauer sind. Die Kanälchen entwickeln sich in der Gegend des vierten bis siebenten Körpersegmentes aus den Mittelplatten, deren Spalten zum Lumen jener Kanäle werden.« Er schildert dann auch die weitere

---

[1] F. M. BALFOUR and ADAM SEDGWICK, On the existence of a head-kidney in the Embryo chick and on certain points in the development of the Müllerian duct. Quart. Journ. of microsc. science. 1879. Vol. XIX. pag. 1—20, und A. SEDGWICK, On the development of the structure known as the »Glomerulus« in the head-kidney in the chick. Quart. Journ. of mircrosc. science. 1880. Vol. XX. pag. 372—374.

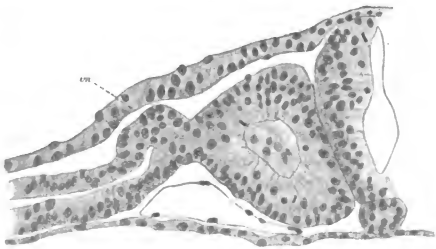
[2] GASSER und SIEMERLING, Über das obere Ende des WOLFF'schen Ganges. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. 1878, und GASSER und SIEMERLING, Beiträge zur Entwicklung des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen. Ebenda. 1879.

[3] Handbuch der vergleichenden Embryologie. Bd. II. pag. 646 u. ff.

[4] l. c. pag. 58.

Umbildung dieser Vorniere. Auch JANOŠIK hat sich für die Existenz einer Vorniere bei den Vögeln ausgesprochen[1]. Er fasst seine Resultate in die Worte zusammen: »Der Pronephros entwickelt sich etwas später als die Urniere, und zwar am vorderen Ende des WOLFF-schen Ganges. Er besteht aus einigen Kanälchen, deren Ausführungsgang nicht unmittelbar der WOLFF'sche Gang ist, weil er zu dieser Zeit in seinem vorderen Ende theilweise atrophirt. Gegenüber diesen Kanälen entwickeln sich an der Radix mesenterii bei den Vögeln äußere Glomeruli, und zwar unabhängig von den inneren Glomerulis. Die äußeren Glomeruli sind drei.« — Ich sehe von der sehr schwierigen Kritik dieser Angaben um so lieber ab, als bereits FELIX[2] vor wenigen Jahren eine solche versucht hat und als ich mich in

Fig. 41.



der Frage nach der Vorniere der Vögel fast vollinhaltlich der Auffassung dieses Forschers anschließen kann.

Nach FELIX reicht die Vorniere des Hühnchens vom 4.—15. Segment; sie besteht »aus soliden, segmental angeordneten Mesodermwülsten, die vom parietalen Mesoderm an der Stelle ausgehen, wo Urwirbel und Seitenplatten resp. intermediäre Zellmasse zusammentreffen«. Darauf höhlen sich die Mesodermwülste aus und werden zu Divertikeln des Cöloms; die einzelnen Divertikel verbinden sich mit einander und so entsteht ein Ausführungsgang, der vom 15. Segment an frei nach hinten wächst. Demnach besteht also beim Hühn-

[1] J. JANOŠIK, Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsberichte der math.-naturwiss. Klasse der k. Akademie der Wissenschaften. 1885. pag. 146.

[2] WALTHER FELIX, Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens. Zürich 1891.

chen ganz ähnlich wie bei den Selachiern ein Vornierenwulst, der sich aus einzelnen Segmenten zusammensetzt; diese Vornierensegmente sind eben so vielen Vornierenkanälchen gleichzusetzen, der Gang, zu welchem sie sich zusammensetzen, entspricht dem Sammelrohr der Vorniere im Sinne RÜCKERT's und die Fortsetzung desselben nach hinten stellt hier wie dort den WOLFF'schen Gang vor.

Ich habe seit dem Erscheinen der Arbeit FELIX' dem Gegenstande wiederholt meine Aufmerksamkeit geschenkt und kann mich der in derselben entwickelten Auffassung auf Grund meiner eigenen Beobachtungen am Huhn und an der Ente in fast allen wesentlichen Punkten anschließen. Ich habe in umstehender Fig. 44 einen Schnitt durch den neunten Urwirbel eines Entenembryo mit 11 Urwirbeln abgebildet und mit *vn* den Vornierenwulst bezeichnet. Dieser Wulst begann an diesem Embryo an der hinteren Grenze des sechsten Urwirbels und reichte nach hinten etwas über die Urwirbelgegend hinaus. — Nur in einem, allerdings sehr wichtigen Punkte kann ich FELIX nicht Recht geben. FELIX glaubt nämlich Verbindungen des Vornierenwulstes mit dem Ektoderm gefunden zu haben und spricht in der erwähnten Arbeit die Ansicht aus, dass das Ektoderm an der Bildung des Vornierenwulstes in einem allerdings nicht erheblichen Grade Antheil nehme. Ich kann eine solche Betheiligung des Ektoderms mit voller Bestimmtheit ausschließen, und zwar nicht allein was die Bildung des Vornierenwulstes, sondern auch was die des Vornierenganges betrifft. Ich habe davon vor zwei Jahren FELIX in Zürich erzählt und bin erfreut, mittheilen zu können, dass auch er schon damals an seiner früheren Ansicht nicht mehr unbedingt festhalten konnte.

Was die sogenannten äußeren Glomeruli der Vorniere betrifft, deren es nach MIHÁLKOWICZ drei geben soll[1], so will ich es dahingestellt sein lassen, ob sie der Vorniere oder aber der Urniere zuzurechnen sind. Ihr spätes Erscheinen würde nicht unbedingt gegen die erstere Auffassung sprechen; wissen wir doch, wie spät z. B. bei der Ente der Canalis neurentericus durchbricht, oder wie spät bei den Säugethieren die Chorda aus dem Entoderm ausgeschaltet wird.

Nunmehr bieten auch die Säugethiere einer einheitlichen Auffassung keine Schwierigkeiten mehr dar. Bekanntlich haben hier

[1] Siehe darüber vor Allem ERNST SIEMERLING, Beiträge zur Embryologie der Exkretionsorgane des Vogels. Inaugural-Dissertation. Marburg 1882.

zuerst RENSON[1] und JANOŠIK eine Vorniere beschrieben. In neuerer Zeit hat MARTIN[2] unter der Leitung STRAHL's die erste Entwicklung der Exkretionsorgane des Kaninchens untersucht und ist zu Resultaten gekommen, die sich mit denen FELIX' leicht in Einklang bringen lassen. Nur ist zu bemerken, dass das, was MARTIN als erste »Anlage der Urniere« beschreibt, nicht Urniere, sondern Vorniere ist. MARTIN hat eine große Menge junger Kaninchenembryonen untersucht und glaubt schon im Stadium mit fünf bis sechs Urwirbeln in der Gegend des vierten bis fünften Urwirbels die »erste Anlage des Urogenitalsystems in Gestalt eines Zellknotens, der den Seitenplatten aufsitzt und nach der Mittellinie zu vorragt«, wahrnehmen zu können. Deutlicher wird diese Anlage bei Embryonen mit zehn Urwirbeln, wo die »Urnierenanlage«, gleichwie früher, im Bereiche des vierten Urwirbels beginnen soll. Dieselbe lässt sich nach MARTIN »von hier ab ohne wesentliche Unterbrechung nach hinten verfolgen, und zwar in Gestalt von Knospen oder Kolben, die an dem dorsomedialen Theil der Seitenplatten aufsitzen und mehr oder weniger weit an die Urwirbel heranreichen. Stellenweise erstrecken sich feinere oder gröbere Spalten in diese Gebilde hinein, welche direkte Fortsetzungen des Cöloms darstellen«. Alsbald tritt nun eine Sonderung dieser »Urnierenanlage« in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt ein; den ventralen deutet MARTIN als »Anlage der Querkanäle«, den dorsalen als »Anlage des WOLFF'schen Ganges«. Letzterer wächst frei nach hinten, um später (bei Embryonen mit 13 Urwirbeln) mit dem Ektoderm in Beziehung zu treten. MARTIN vermuthet indessen, dass diese vom Grafen SPEE und FLEMMING beschriebene Verbindung als eine »sekundäre Verschmelzung der beiden Gebilde zu erklären sei«. — Ich habe nun selbst einige Kaninchenembryonen der fraglichen Stadien untersucht und, wenn auch mein Material lange nicht so reichhaltig war wie dasjenige MARTIN's, so kann ich seiner Mittheilung doch ein paar wichtige neue Daten hinzufügen. Ich besitze je eine Querschnittserie durch einen Embryo mit 10 und mit 13 Urwirbeln und je eine Sagittalschnittserie durch einen Embryo mit 10, 12 und 13 Urwirbeln. Nach der Querschnittserie durch den Embryo mit 10 Urwirbeln habe ich ein Plattenmodell

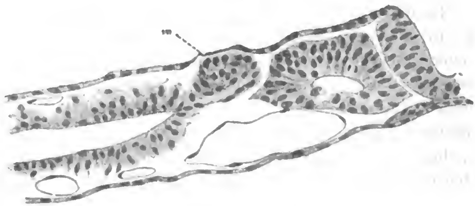
---

[1] G. RENSON, Recherches sur le rein céphalique et le corps de WOLFF chez les Oiseaux et les Mammifères. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. XXII. 1883.

[2] E. MARTIN, Über die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abtheilung. 1885.

angefertigt, jedoch aus demselben, wie ich ausdrücklich bemerke, über die feineren Details nicht viel erfahren. Viel lehrreicher war in dieser Hinsicht die Untersuchung der Sagittalschnittserien. Wie erwähnt, halte ich die von Martin beschriebene »Anlage der Urniere« für die Vorniere und möchte sie als einen Wulst definiren, der an der Grenze zwischen Urwirbel und Seitenplatten, aber schon im unsegmentirten Mesoderm, von der parietalen Lamelle desselben ausgeht. Wie nun die Sagittalschnittserie durch den Embryo mit 10, namentlich aber die durch den Embryo mit 13 Urwirbeln zeigt, ist dieser Wulst, wenn auch nicht sehr scharf, so doch immerhin gut erkennbar, in eine Anzahl von Segmenten getheilt. Bei dem älteren der beiden Embryonen zieht jedes Segment in schiefer Richtung von vorn und unten nach hinten und oben und legt sich dabei über das nächstfolgende hinweg. Die einzelnen Vornierensegmente vereinigen

Fig. 45.



sich zu einem soliden Strang, der nach hinten in den Wolff'schen Gang auswächst. Dieser läuft bei dem Embryo mit 13 Urwirbeln in eine feine Spitze aus und die Zellen, welche sein distales Ende zusammensetzen, sind, wie bei Pristiurus, in der Richtung des Ganges in die Länge gezogen. Weder der Vornierenwulst noch die Anlage des Wolff'schen Ganges zeigen eine Verbindung mit dem Ektoderm; dieses ist jedoch über den beiden genannten Gebilden außerordentlich dünn. Wenn später, wie ich nicht bezweifle, eine Verbindung eintritt, so kann dieselbe meiner Meinung nach, wie Martin ganz richtig vermuthet, nur eine sekundäre Bedeutung besitzen und nicht auf eine genetische Beziehung zwischen Wolff'schem Gang und Ektoderm bezogen werden. — Martin giebt an, dass die von ihm beschriebene »Urnierenanlage« im vierten Segment beginnt. An meinen beiden Querschnittserien beginnt sie erst am Hinterende des sechsten Segmentes; wenigstens kann ich die leichte Erhebung der

lateralen Mesodermlamelle, die weiter vorn zu sehen ist, nicht als Anfang des Vornierenwulstes anerkennen.

Die beistehende Fig. 45 zeigt den Vornierenwulst (*vn*) des Embryo mit zehn Urwirbeln; der Schnitt geht durch den neunten Urwirbel.

Auch hinsichtlich der Säugethiere lasse ich die Frage offen, ob die in späteren Stadien auftretenden äußeren Glomeruli (Renson selbst spricht nur von Spuren von solchen) in der That der Vorniere zuzurechnen sind. —

Wir sehen also, dass sich die Amnioten ganz ungezwungen einer einheitlichen Auffassung der Vorniere fügen. Was die Urniere betrifft, so ist bekannt, dass sie sich überall medial resp. dorsal von der Vorniere entwickelt. Es bleibt aber noch zu untersuchen, ob und in wie weit sich auch die mediale Wand der Urwirbelkommunikationen an der Bildung der Urnierenkanälchen betheiligt. Für die proximalen Kanälchen der Urniere der Reptilien scheint mir eine solche Betheiligung kaum ausgeschlossen werden zu können; dagegen wäre es immerhin möglich, dass in der Mitte und am hinteren Ende der Urniere die mediale Wand an der Bildung der Urnierenkanälchen keinen Antheil nähme. Die bisher vorliegenden Angaben lassen in dieser Hinsicht keinen bestimmten Schluss zu. — Und nun ist es vielleicht auch gestattet, eine Vermuthung über die Entwicklung der bleibenden Niere oder der Nachniere der Amnioten zu äußern. Wir haben gesehen, dass die Vorniere ausschließlich auf Kosten der lateralen Lamelle des Mesoderms entsteht; es wurde ferner erwähnt, dass alle wesentlichen und für die Harnsekretion wichtigen Theile der Urnierenkanälchen gleichfalls aus der lateralen Lamelle des Mesoderms hervorgehen und dass sich aus der medialen Lamelle lediglich die mediale Umrandung der Urnierentrichter bildet; wir haben endlich gesehen, dass dort, wo keine Trichter mehr vorhanden sind, nämlich am Hinterende des Rumpfes und an der Schwanzwurzel, die Urnierenkanälchen ausschließlich aus der lateralen Mesodermlamelle entstehen. Dies muss den Gedanken nahe legen, ob nicht vielleicht auch die Kanälchen der bleibenden Niere in genetischer Beziehung zu der lateralen Mesodermlamelle stehen könnten. Natürlich würde hier nur die ventrale Kante der Myotome in Betracht kommen, d. h. derjenige Theil der Cutislamelle der Urwirbel, welcher, wie ich schon vor acht Jahren erwähnt habe, auffallend lange seinen epithelialen Charakter bewahrt. Jedenfalls sind erneute Untersuchungen über diesen Gegenstand dringend nöthig.

Wenn die ausgesprochene Vermuthung sich bestätigen sollte, würden immer mehr dorsal gelegene Abschnitte der lateralen Mesodermlamelle zur Bildung der Harnkanälchen herbeigezogen werden: der ventralste Theil der primitiven Urwirbelkommunikation würde die Bildungsstätte der Vorniere, die sich daran anschließende Strecke würde jene der Urniere und der dorsalste Abschnitt würde jene der bleibenden Niere sein.

V. Über die Weiterbildung der Urniere.

Die Weiterbildung der Urniere wurde seit SEMPER und BALFOUR nicht wieder untersucht; die Neueren haben ihre Untersuchungen dort abgeschlossen, wo die Vorgänge anfangen, komplicirter zu werden. Was SEMPER und BALFOUR geleistet haben, ist aller Bewunderung werth und wenn ich, wie ich glaube, noch etwas weiter gekommen bin, so ist dies einerseits dem Umstande zuzuschreiben, dass durch ihre Untersuchungen ein so guter und sicherer Grund gelegt war, andererseits aber auch dem Vortheil, den die neueren Rekonstruktionsmethoden bieten. Nichtsdestoweniger lassen auch meine Untersuchungen noch manche empfindliche Lücke offen; mein Material an älteren Embryonen war nicht reichhaltig genug, um alle einschlägigen Fragen lösen zu können.

Ich beginne mit der Beschreibung der Urniere eines ungefähr 17 mm langen Embryo von Pristiurus. Es war von derselben schon im vorigen Kapitel die Rede, jedoch ist es nöthig, jetzt etwas genauer auf die dort nur ganz flüchtig berührten Verhältnisse einzugehen. — Ich habe von den beiden Urnieren dieses Embryo eine Rekonstruktion auf Millimeterpapier ausgeführt und nach derselben die Fig. 1 Taf. XVII zeichnen lassen. Die Rekonstruktion ist so genau, dass man von derselben mit dem Zirkel direkt Maße abnehmen kann; es entspricht der Länge nach jeder Millimeter der Figur einem Schnitt von 0,01 mm Dicke. Dasselbe gilt auch von allen übrigen auf Taf. XVII und XVIII gegebenen Rekonstruktionen. Wenn also z. B. eine Figur eine Länge von 391 mm hat, so ist sie aus eben so vielen Schnitten rekonstruirt. Der Quere nach konnte dieses Maßverhältnis nicht genau eingehalten werden, und zwar desshalb nicht, weil die einzelnen Theile der Urniere derart über einander liegen, dass, wenn dies in den Rekonstruktionen hätte zum Ausdrucke kommen sollen, die Übersichtlichkeit der Bilder ganz verloren gegangen wäre. Es liegt nämlich der Urnierengang ventral von der größten Erweiterung der Urnierenkanälchen, und ich hätte

also den Gang unter den bläschenförmigen Erweiterungen der Kanälchen zeichnen müssen; dadurch wären aber die Bilder unverständlich geworden und ich habe es daher vorgezogen, den Urnierengang ganz lateralwärts zu verschieben. — Die Rekonstruktionen sind so gezeichnet, als wenn man auf die Urnieren von der dorsalen Seite her sähe; die rechte Urniere der Rekonstruktionsbilder entspricht also der rechten Urniere der Embryonen und umgekehrt.

Die Urniere unseres Embryo besteht jederseits aus 36 Segmenten. An jedem Urnierenkanälchen lässt sich ein auf- und ein absteigender Schenkel unterscheiden. Der aufsteigende beginnt mit einer kleinen Öffnung, dem Urnierentrichter, an der dorsalen Wand der Leibeshöhle und wendet sich nach hinten, oben und außen, um sich über den Urnierengang hinüberzulegen. Der absteigende Schenkel zieht nach hinten und unten und tritt mit dem Urnierengang in Verbindung. Wo die beiden Schenkel an einander stoßen, befindet sich eine bläschenförmige Erweiterung, die in der Folge als Urnierenbläschen bezeichnet werden soll. Von diesem allgemeinen Verhalten weicht das erste Urnierenkanälchen nur ganz unbedeutend, das 35. und 36. dagegen sehr auffallend ab. Wie man aus Fig. 6 *A* Taf. XVI ersieht, welche die fünf ersten Kanälchen der linken Urniere dieses Embryo in dorsaler Ansicht zeigt, ist der aufsteigende Schenkel des ersten Urnierenkanälchens zu einem dünnen Strange reducirt, welcher, wie die Querschnitte lehren, kaum mehr ein Lumen enthält. An der Stelle, wo dieser Gang vom Epithel der Leibeshöhle abgeht, ist dieses zu einer kleinen trichterförmigen Grube eingesenkt; rechterseits fehlt diese Einsenkung. Die beiden letzten Urnierenkanälchen sind im höchsten Grade rudimentär; sie liegen in der Schwanzwurzel hinter der Leibeshöhle und besitzen keinen aufsteigenden Schenkel. Mit Ausnahme des vorletzten der rechten Seite, das noch einen absteigenden Schenkel besitzt, fehlt auch dieser und von den Kanälchen ist nur das Urnierenbläschen übrig geblieben; aber auch dieses ist im letzten Segment ganz klein und verschrumpft.

Auch abgesehen von diesen gröberen Unterschieden sind nicht alle Urnierenkanälchen gleich gebildet. Wie aus der Rekonstruktion zu ersehen ist, sind die Urnierentrichter in den zwei vorderen Dritteln der Urniere sehr weit, im hinteren Drittel dagegen sehr eng. Der Übergang erfolgt nicht plötzlich, sondern allmählich, ungefähr in der Höhe des 22.—24. Segmentes. Damit hängt es auch zusammen, dass der aufsteigende Schenkel der Urnierenkanälchen in den zwei vorderen Dritteln weiter, im hinteren enger ist. Die Ur-

nierenbläschen sind im vorderen Drittel kleiner als weiter hinten. Der absteigende Schenkel lässt vorn nicht immer ein deutliches Lumen erkennen; nach hinten wird das Lumen deutlicher und im hinteren Drittel der Urniere ist es sehr viel weiter als das Lumen des aufsteigenden Schenkels. — Die Urnierenkanälchen nehmen von vorn nach hinten an Größe zu. Ich habe auf Taf. XVII Fig. 16 nach einem Plattenmodell das 15. Kanälchen und in Fig. 17 das 25. der linken Urniere in der Ansicht von der medialen Seite abgebildet. Das 15. Urnierenkanälchen ist größer als die ersten fünf, auf Taf. XVI Fig. 6 *A* abgebildeten, und das 25. ist größer als das 15.

Am 25. Urnierenkanälchen und eben so an allen folgenden mit Ausnahme der beiden letzten fällt noch eine andere Eigenthümlichkeit auf; es ist hier das Urnierenbläschen (*b* Fig. 17 Taf. XVII) durch eine deutliche Furche vom absteigenden Schenkel (*d*) abgesetzt. Damit leitet sich ein Vorgang ein, der später noch weiter greift.

Auf Taf. XV Fig. 9 habe ich einen Schnitt durch den aufsteigenden Schenkel und das Urnierenbläschen des 16. Segmentes, auf derselben Tafel, Fig. 10, einen Schnitt durch den absteigenden Schenkel des 27. Segmentes und seine Einmündung in den Urnierengang gezeichnet.

Die Entfernung der einzelnen Urnierentrichter von einander ist nicht überall die gleiche; sie ist etwas hinter der Mitte der Urniere am größten und nimmt von hier nach vorn und hinten ab (s. das Rekonstruktionsbild).

Der Urnierengang nimmt von vorn bis etwa zur Mitte der Urniere an Dicke ab, von da an wieder zu. Er ist, wie schon früher bemerkt wurde, in jedem Segment, entsprechend der Einmündung eines Urnierenkanälchens, etwas weiter als in den Zwischenstrecken. Die Urnierengänge der beiden Seiten nähern sich einander hinten etwas und treten mit der dorsalen Wand der Kloake in Verbindung, ohne in dieselbe einzumünden. —

Ein anderer Embryo desselben Alters, den ich in Sagittalschnitte zerlegt hatte, zeigte in so fern ein abweichendes Verhalten, als die sieben vordersten Urnierenkanälchen nicht mit dem Urnierengang in Verbindung traten; es fehlte an ihnen der absteigende Schenkel. Diese Differenz ist von principieller Wichtigkeit; denn, wie wir sehen werden, zeigt sich dieses Verhalten nur bei weiblichen Embryonen, während bei männlichen die vordersten Urnierenkanälchen stets mit dem Urnierengang in Verbindung treten. So giebt sich also schon bei Embryonen von ungefähr 17 mm Länge eine geschlechtliche

Differenzirung zu erkennen. Diese betrifft zunächst ausschließlich das proximale Ende der Urniere und äußert sich darin, dass beim Männchen die vordersten Urnierenkanälchen mit dem Urnierengang in Verbindung treten, während sie beim Weibchen keine solche Verbindung eingehen.

Der nächste Embryo, von dessen Urnieren die Fig. 2 Taf. XVIII ein Rekonstruktionsbild giebt, war 19 mm lang und gab sich durch das Verhalten der proximalen Urnierenkanälchen als Weibchen zu erkennen. Die beiden Urnieren waren nicht ganz gleichmäßig ausgebildet; sie waren nicht ganz symmetrisch, indem die rechte aus 36, die linke bloß aus 34 Segmenten bestand. Die ersten neun Urnierenkanälchen der rechten und die ersten acht der linken Seite zeigten keine Verbindung mit dem Urnierengang. Sie trugen deutliche Zeichen der Rückbildung zur Schau. In erster Linie waren sie sehr viel kleiner und kürzer als die vorderen Kanälchen jüngerer Embryonen; am kleinsten und unscheinbarsten war das erste, das eher dem Rest einer der vordersten Urwirbelkommunikationen früherer Stadien als einem Urnierenkanälchen ähnlich sah. Zweitens zeigten sie an ihrem blinden Ende keine bläschenförmige Erweiterung oder es war doch nur an den hintersten eine solche eben angedeutet. Drittens war ihre Richtung von der gewöhnlichen gut entwickelter Urnierenkanälchen verschieden; die meisten wendeten sich direkt nach außen und oben oder sie zeigten sogar eine leichte Ablenkung nach vorn, und nur die hintersten, am wenigsten rückgebildeten, waren nach hinten und außen gerichtet. Diese Eigenthümlichkeiten: geringe Größe, Mangel einer bläschenförmigen Erweiterung und Richtung nach vorn, sind sehr gut an der Fig. 18 Taf. XVII zu sehen, welche das fünfte Urnierenkanälchen der linken Seite dieses Embryo nach einem Plattenmodell darstellt.

Vom zehnten Urnierenkanälchen der rechten und neunten der linken Seite an waren die beiden Urnieren wesentlich so gebildet wie beim früheren Embryo. Wie hier, nahm zunächst die Entfernung der Urnierentrichter von einander etwas zu, um dann vom 23. oder 24. an wieder abzunehmen. Auch in Beziehung auf die Weite der Trichter und die Weite und den Verlauf der aufsteigenden Schenkel verhielt sich dieser Embryo ähnlich dem vorigen. Endlich nahm auch wie bei diesem die Größe der Urnierenbläschen von vorn nach hinten allmählich zu. Dagegen war im hinteren Drittel der Urniere der aufsteigende Schenkel schärfer gegen das Urnierenbläschen abgesetzt als früher. — Das Hinterende der Urniere war jederseits

wieder stark rückgebildet; diese Strecke betraf rechterseits vier, linkerseits drei Segmente. Die letzten derselben stellten ganz unansehnliche, rundliche Zellhaufen dar, die im Begriffe zu sein schienen, sich aufzulösen und zu verschwinden. Sie waren alle distal vom Hinterende der Leibeshöhle, in der Schwanzwurzel, gelegen.

Vom Urnierengang gilt im Wesen das früher Gesagte. Die aus der Vorniere hervorgegangene Peritonealkommunikation desselben war von den vordersten Urnierenkanälchen etwas weiter entfernt, als bei den nächstjüngeren Embryonen. Das Hinterende des Ganges, welches, wie früher, mit der dorsalen Wand der Kloake in Verbindung trat, ohne sich aber in dieselbe zu öffnen, hatte sich dem Gange der Gegenseite fast bis zur Berührung genähert.

Auch ein zweiter Embryo desselben Alters, der in Sagittalschnitte zerlegt war, zeigte ganz ähnliche Verhältnisse und gab sich also gleichfalls als weiblicher Embryo zu erkennen. Ein dritter Embryo, den ich in Horizontalschnitte zerlegt hatte, ließ keinen ganz sicheren Schluss zu, weil sich an den Schnitten nicht genau erkennen ließ, ob die vordersten Urnierenkanälchen sich bloß über den Urnierengang hinüberlegten oder mit ihm in Verbindung traten. Bei dem Umstande jedoch, dass sich einige der vordersten Kanälchen nach außen und vorn, statt nach außen und hinten richteten, also ganz so gestellt waren, wie bei dem Embryo, dessen Urnieren in Fig. 2 Taf. XVIII gezeichnet sind, möchte ich zu der Annahme neigen, dass es sich auch hier um einen weiblichen Embryo gehandelt habe.

Erheblich weiter entwickelt waren die Urnieren eines Embryo von 22,5 mm Länge. Wie das Rekonstruktionsbild auf Taf. XVIII Fig. 3 zeigt, waren die beiden Urnieren, abgesehen von einigen minder wichtigen Details, streng symmetrisch entwickelt. Sie zeigten im Verhalten der vorderen Urnierenkanälchen eine große Ähnlichkeit mit den Urnieren des Embryo von 17 mm Länge (s. Fig. 1), unterschieden sich dagegen sehr auffallend von jenen des Embryo von 19 mm Länge (s. Fig. 2) und es gab sich dadurch der Embryo wieder sofort als männlicher zu erkennen. Jede Urniere bestand aus 35 Segmenten, von denen wieder die beiden letzten rudimentär waren. Während aber das vorletzte jederseits noch mit dem Urnierengang in Verbindung trat, war das letzte nur durch ein ganz kleines, kugeliges, vollkommen abgeschlossenes Bläschen vertreten.

Die ersten acht bis zehn Kanälchen waren ziemlich dicht zusammengedrängt, und ihre Trichter folgten unmittelbar auf einander. Von da an nahm der Abstand der Trichter allmählich zu, bis sie

sich am Hinterende der Urniere wieder einander näherten. Auch die Weite der Trichter nahm, wie bei dem jüngeren männlichen Embryo, von vorn nach hinten allmählich ab. In den zwei hinteren Dritteln der Urniere war der aufsteigende Schenkel der Kanälchen zu einem ziemlich langen Kanal ausgezogen, den ich in der Folge als Trichterkanal bezeichnen will. Beim 33. Kanälchen war nur eine Andeutung eines solchen Trichterkanals vorhanden, während ein Trichter selbst fehlte. Ähnlich verhielt sich auch das erste Kanälchen, an welchem nur ein dünner, aufsteigender Schenkel, aber kein Trichter vorhanden war.

Abgesehen von diesen allgemeinen Eigenthümlichkeiten zeigten die einzelnen Kanälchen auch noch gewisse Besonderheiten, die von Wichtigkeit sind, weil sie zu den späteren Verhältnissen hinüberleiten. — Von den ersten drei Urnierenkanälchen dieses Embryo habe ich ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVI Fig. 7 *A* von der dorsalen, Fig. 7 *B* von der ventralen Seite abgebildet. Dessgleichen habe ich wieder vom 15. und 25. Kanälchen der linken Seite Plattenmodelle angefertigt und dieselben auf Taf. XVII Fig. 19 und 20 in der Ansicht von der medialen Seite abgebildet. Ein Vergleich dieser Figuren, namentlich der beiden letzten, die in gleicher Ansicht gezeichnet sind, lehrt zunächst, dass die Urnierenkanälchen von vorn nach hinten an Größe zunehmen. Nur ganz hinten nehmen sie, wie gesagt, wieder ab. Sie sind auch länger geworden, als sie beim Embryo von 17 mm waren, und ihre einzelnen Abschnitte haben sich schärfer von einander gesondert (vgl. die Figg. 16 und 17 Taf. XVII mit den Fig. 19 und 20). Während früher nur im hinteren Drittel der Urniere der absteigende Schenkel der Kanälchen von den Urnierenbläschen durch eine Furche deutlich abgegrenzt war, ist dies jetzt auch bei den Kanälchen des mittleren Drittels der Fall. Aber auch jetzt sind die Kanälchen des hinteren Drittels den vorderen wieder in der Entwicklung voraus. Sie sind nicht bloß größer, als diese, sondern es beschreibt auch der absteigende Schenkel nach seinem Abgange vom Urnierenbläschen eine Schlinge, indem er sich zunächst nach oben wendet, um dann in scharfer Biegung nach unten zu ziehen. Die Konvexität der Schlinge ist nach oben gewendet (vgl. Fig. 20 Taf. XVII). — Auch das Ende des absteigenden Schenkels, welches mit dem Urnierengang in Verbindung tritt, hat seinen Verlauf etwas geändert. Der Gang ist in die Länge gewachsen und seine Einmündung in den Urnierengang hat sich nach hinten verschoben. Dabei bleibt aber

das Ende des Kanälchens mit dem Urnierengang stets im Zusammenhang und es tritt also, wie ich nachdrücklich betonen muss, nie eine Kontinuitätstrennung zwischen beiden auf. Am deutlichsten ist diese Verschiebung am 24., 25. und 26. Kanälchen zu sehen; sie beginnt also am Vorderende des hinteren Drittels der Urniere. So kommt es, dass z. B. das Ende des 24. Urnierenkanälchens fast in derselben Querschnittsebene liegt, wie der Trichter des 26. Kanälchens (vgl. Fig. 3 Taf. XVIII). Diese Verschiebung geht mit einer Einfaltung oder Leistenbildung der dorsalen Wand des Urnierenganges einher. Ich habe auf Taf. XVII Fig. 1—5 diesen Process an einem speciellen Beispiele erläutert (vgl. dazu Fig. 3 Taf. XVIII). Fig. 1 zeigt uns das Bild eines Schnittes durch den Trichter des 25. Urnierenkanälchens der linken Seite (tr^{25}). Lateral von ihm, dicht unter dem Peritonealepithel, liegt der Urnierengang (*WG*); dorsal von diesem, aber von ihm deutlich getrennt, das Ende des 24. Urnierenkanälchens (E^{24}); dorsolateral von diesem ist ein kleiner Zellhaufen zu sehen (Mk^{25}), der den Anschnitt der vorderen Wand des 25. Urnierenbläschens darstellt. Zwei Schnitte weiter hinten (Fig. 2) ist nur mehr ein kleiner Theil der hinteren Wand des 25. Trichters (tr^{25}) und dorsolateral von ihm der Schiefschnitt durch den entsprechenden Trichterkanal (tc^{25}) zu sehen. Das Ende des 24. Urnierenkanälchens hat sich mit der dorsalen Wand des Urnierenganges verbunden, sein Lumen ist etwas enger geworden, aber noch deutlich vom Lumen des Urnierenganges getrennt. Dorsal davon liegt der Querschnitt des 25. Urnierenbläschens. — Der nächste, nicht abgebildete, Schnitt zeigt die Vereinigung des Trichterkanals mit dem Urnierenbläschen. Der darauf folgende, von dem das uns interessirende Stück in Fig. 3 wiedergegeben ist, zeigt uns eine Leiste an der dorsalen Wand des Urnierenganges, die ein kleines, punktförmiges Lumen enthält. Diese Leiste mit ihrem Lumen stellt die Fortsetzung des 24. Urnierenkanälchens dar. Drei Schnitte weiter hinten ist diese Leiste nur mehr so hoch, wie sie die Fig. 4 zeigt, und noch vier Schnitte weiter hinten (Fig. 5) stellt dieselbe nur mehr eine Verdickung der dorsalen Wand des Urnierenganges dar. Noch einen oder zwei Schnitte weiter hinten ist auch von dieser Verdickung kaum mehr eine Spur wahrzunehmen, zugleich aber legt sich ein neues Urnierenkanälchen, das 25., der dosalen Wand des Urnierenganges an.

Mit dieser Verschiebung des hinteren Endes der Urnierenkanälchen und der damit einhergehenden Leistenbildung am Urnierengang hat sich ein sehr wichtiger Vorgang eingeleitet, der schon

beim nächstälteren, von mir untersuchten Embryo zu einer sehr interessanten Neuerung geführt hat.

Einen zweiten Embryo von ungefähr derselben Entwicklungsstufe, der nur etwas kleiner war, als der eben beschriebene, hatte ich in Horizontalschnitte zerlegt. Diese Schnittrichtung ist für die Untersuchung der Urniere, wenigstens in diesen Stadien, sehr ungünstig. Indessen war aus dem Verhalten der vorderen Urnierenkanälchen doch zu erkennen, dass er ein männlicher Embryo war.

Der nächste Embryo, von dem ich wieder eine Querschnittserie besitze, war nur um ein Geringes größer, als der zuletzt beschriebene, die Urniere war aber doch erheblich weiter ausgebildet. Der Embryo hatte eine Länge von 25,3 mm und gab sich nicht bloß durch das Verhalten der vordersten Urnierenkanälchen, sondern auch durch andere Eigenthümlichkeiten, von denen unten die Rede sein wird, sofort als männlicher Embryo zu erkennen. — Die beiden Urnieren waren nicht ganz symmetrisch entwickelt, indem die rechte nur aus 34, die linke — abgesehen von einem kleinen Zellhaufen am vordersten Ende, der vielleicht als ein, in höchster Rückbildung begriffenes Urnierenkanälchen aufzufassen gewesen sein mochte, — aus 35 Segmenten zusammengesetzt war.

Jede Urniere ließ deutlich mehrere Abschnitte unterscheiden (vgl. das Rekonstruktionsbild Fig. 1 Taf. XIX). Der erste Abschnitt bestand aus acht bis neun Kanälchen, die ungemein dicht zusammengedrängt waren und sich sowohl durch ihre geringe Größe, als durch den geringen Grad ihrer Differenzirung von den folgenden Kanälchen unterschieden. Die Länge dieses Abschnittes betrug ungefähr den siebenten Theil von der Länge der Urniere; diese acht bis neun Kanälchen nehmen eine Strecke in Anspruch, die ungefähr derjenigen von drei Urnierenkanälchen aus der Mitte der Drüse entspricht. Die vordersten Kanälchen dieses Abschnittes hatten keinen oder wenigstens keinen deutlichen Trichter; bei den folgenden war der Trichter sehr klein und führte in einen kurzen, engen Kanal, der sich zunächst fast horizontal nach außen wendete, um nach kurzem Verlauf in ein kleines Urnierenbläschen zu führen. Von da begann der absteigende Schenkel, der zunächst nach innen und dann im Bogen nach außen und unten führte, um schließlich in den Urnierengang einzumünden. Auf Taf. XVII Fig. 21 ist das fünfte Kanälchen der linke Seite nach einem Plattenmodell in der Ansicht von innen und oben abgebildet; aufsteigender Schenkel, Urnierenbläschen und absteigender Schenkel sind so bezeichnet, wie an den

übrigen Figuren. Aus der Zeichnung ist auch deutlich zu entnehmen, wie sehr das Kanälchen von vorn nach hinten zusammengeschoben ist.

Der zweite Abschnitt der Urniere bestand aus dreizehn bis vierzehn Kanälchen, er setzte sich kontinuirlich aus dem ersten Abschnitte fort, so dass man darüber im Zweifel sein konnte, ob das neunte Kanälchen noch dem ersten oder schon dem zweiten Abschnitte zuzurechnen war. Die Größe und Länge der Urnierenkanälchen und der Grad ihrer Differenzirung nimmt in diesem Abschnitte von vorn nach hinten allmählich zu. Von dem 15. Kanälchen der linken Seite habe ich wieder ein Plattenmodell angefertigt und dasselbe auf Taf. XVII Fig. 22 abbilden lassen. Von einem engen Trichter nimmt zunächst wieder der aufsteigende Schenkel- oder Trichterkanal den Ursprung; dieser führt nach mäßig langem Verlauf in ein Urnierenbläschen und von hier beginnt die dritte Strecke, der ursprüngliche absteigende Schenkel. Dieser hat sich in der Weise weiter differenzirt, dass sein Anfang eine zweifache Windung beschreibt; die erste legt sich von hinten her über das Urnierenbläschen hinweg und wendet ihre Konvexität nach vorn; die zweite schiebt sich von unten her in die erste hinein und kehrt ihre Konvexität nach oben. Damit hat sich der erste Abschnitt des absteigenden Schenkels zu einem Tubulus contortus umgebildet. Die darauf folgende Strecke zieht gerade nach hinten und unten, um in den Urnierengang einzumünden; diesen Abschnitt will ich als Endkanal bezeichnen. So können wir demnach jetzt an einem Urnierenkanälchen vier Abschnitte unterscheiden: 1) den mit einem Trichter an der dorsalen Wand der Leibeshöhle beginnenden Trichterkanal, 2) das Urnierenbläschen, 3) den Tubulus contortus und 4) den in den Urnierengang mündenden Endkanal.

Die Größe und Weite der Kanälchen nimmt von vorn nach hinten allmählich zu und damit werden wir zu dem dritten Abschnitte der Urniere hingeführt. Dieser umfasst die hinteren zwölf Segmente und charakterisirt sich nicht bloß durch den beträchtlichen Umfang und den hohen Grad der Ausbildung der einzelnen Segmente, sondern vor Allem dadurch, dass die letzten Strecken der Urnierenkanälchen, die Endkanäle, ungemein in die Länge gezogen sind. Während die Endkanäle des ersten und zweiten Abschnittes der Urniere nach kurzem Verlauf mit dem Urnierengang in Verbindung treten, münden die Endkanäle des dritten Abschnittes entweder in das hinterste Ende des Urnierenganges oder nicht weit davon entfernt in diesen ein. Nur bei den letzten Urnierenkanälchen war

der Verlauf der Endkanäle in so fern ein anderer, als sie entweder direkt von oben nach unten zum Urnierengang zogen oder aber, wie dies beim letzten der Fall ist, sogar schief von hinten und oben nach vorn und unten verliefen, um zum Hinterende des Urnierenganges zu gelangen. Ich werde weiter unten noch auf die speciellen Verhältnisse einzugehen haben; zunächst möchte ich auf das Bild eines Plattenmodells verweisen, das ich von dem 25. Urnierenkanälchen der linken Seite angefertigt habe (Fig. 23 Taf. XVII). Der ungemein lange Trichterkanal (*a*) führt, wie früher in das Urnierenbläschen (*b*) und von diesem geht ein Tubulus contortus aus, der ähnlich wie im zweiten Abschnitte der Urniere zwei Schlingen (c' und c'') bildet, die in wesentlich derselben Weise, wie bei den vorderen Urnierenkanälchen, in einander geschoben sind. Der absteigende Schenkel der zweiten Schlinge führt in den Endkanal, der zunächst fast senkrecht nach abwärts und nur wenig nach hinten zieht, um dann, dem Urnierengange angeschlossen, horizontal nach hinten zu verlaufen. An dem abgebildeten Modell sieht man außerdem noch bei (b^1) einen Gang, der vom Urnierenbläschen ausgeht und lateral vom Anfang des Endkanals nach hinten zieht. Von diesem Gang wird später noch die Rede sein.

Ein Vergleich der Figg. 21, 22 und 23, welche, wie gesagt, das fünfte, fünfzehnte und fünfundzwanzigste Urnierenkanälchen der linken Seite darstellen, lehrt, wie außerordentlich die Länge und Komplikation der Kanälchen von vorn nach hinten zunimmt. Ist diese Zunahme schon beim Übergang vom ersten zum zweiten Abschnitt der Urniere eine beträchtliche, so wird sie noch viel auffallender beim Übergang vom zweiten zum dritten Abschnitt. Und doch stellt sich der erste Abschnitt in einen gewissen Gegensatz zum zweiten und dritten; denn während bei jenem der ursprüngliche absteigende Schenkel der Urnierenkanälchen keine weitere Differenzirung erfährt, hat bei diesem eine sehr auffallende Umbildung Platz gegriffen, eine Umbildung, welche darauf hinweist und damit im Einklange steht, dass nur diese beiden Abschnitte der Urniere und nicht auch der erste der Funktion der Harnausscheidung vorzustehen haben.

Ich gehe nun zur Beschreibung einiger Querschnittsbilder dieser Serie über, welche namentlich in Beziehung auf das Verhalten der Endkanäle sehr lehrreich sind. Der erste Schnitt, den ich gezeichnet habe (Fig. 6 Taf. XVII), zeigt den Endkanal (E^8) oder das Ende des absteigenden Schenkels des achten Urnierenkanälchens kurz vor

seiner Verbindung mit dem Urnierengang. Unter und etwas seitlich von dem Urnierengang (*Wg*) sieht man den MÜLLER'schen Gang, von dessen Bildung später die Rede sein wird. Der Urnierengang hat ein ziemlich weites, der MÜLLER'sche Gang ein ungemein enges, fast punktförmiges Lumen. Lateral vom Endkanal sieht man den Anschnitt der vorderen Wand des neunten Urnierenbläschens (Mk^9). — Drei Schnitte weiter hinten verschmelzen die Lumina des Urnieren- oder WOLFF'schen Ganges und des MÜLLER'schen Ganges (Fig. 7 Taf. XVII), nachdem schon vorher ihre Wände sich mit einander vereinigt hatten. Bei hoher Einstellung sieht man an dem Schnitte die Lumina noch getrennt, bei tiefer Einstellung dagegen vereinigt; dieses Verhalten ist auch in der Zeichnung zum Ausdrucke gebracht worden. Im Übrigen sieht man an dem Schnitte bei tr^9 den Trichter des neunten Urnierenkanälchens und die Einmündung des von ihm ausgehenden Kanals in das Urnierenbläschen (Mk^9). Dorsal von diesem ist ein Stück des Endkanals (E^9) dieses Segmentes zu sehen; die Verbindung desselben mit dem Urnierenbläschen ist schon am nächsten Schnitte getroffen.

Aus dem zweiten Abschnitte der Urniere habe ich keinen Schnitt abgebildet, dagegen geben die Figuren 8—11 Querschnittsbilder aus dem dritten Abschnitt. Zum Verständnisse dieser Bilder ist es nothwendig, das Rekonstruktionsbild auf Taf. XIX Fig. 1 zum Vergleiche heranzuziehen. Der erste Schnitt (Fig. 8) trifft den Trichter des 26. Urnierenkanälchens der linken Seite (tr^{26}); er muss also, wie aus dem Rekonstruktionsbild ersichtlich wird, zugleich das Urnierenbläschen (Mk^{25}) und einen Theil des Tubulus contortus des nächst vorhergehenden Segmentes treffen. Der Tubulus contortus liegt dorsomedial vom Urnierenbläschen. Dieses selbst ist nach innen und unten in eine kleine Spitze ausgezogen, welche die Stelle anzeigt, an der etwas weiter vorn der Trichterkanal des betreffenden Segmentes einmündet. — Von besonderem Interesse ist das Verhalten der Ausführgänge. Am weitesten lateral liegt der Querschnitt des Urnierenganges (*ug*), der sich durch seine Größe und die Weite seines Lumens von den Querschnitten der anderen Kanäle unterscheidet. Auf ihn folgt nach innen zu ein sehr enger Kanal mit überaus feinem, punktförmigem Lumen (E^{23}); wie die vorhergehenden Schnitte lehren, ist dies der Querschnitt des Endkanals des 23. Segmentes. Noch etwas weiter nach innen bemerkt man den etwas größeren Querschnitt des Endkanals des 24. Segmentes.

Der Schnitt der Fig. 9 trifft die Urniere zwei Segmente weiter

hinten; zunächst ist bei tr^{28} die erste Einsenkung des Trichters des 28. Urnierenkanälchens getroffen. Sie wird schon auf dem nächsten Schnitte tiefer. Bei *cc* sind die Schlingen des Tubulus contortus des 27. Segmentes und bei E^{27} ist der Anfang des Endkanals eben desselben Segmentes zu sehen. Dieser steigt also zwischen den Schlingen des Tubulus contortus herab und hat an seiner lateralen Seite einen Zellhaufen liegen (Mk^{X}), der nach vorn mit dem Urnierenbläschen in Verbindung tritt und aller Wahrscheinlichkeit nach die Anlage eines sekundären Urnierenbläschens darstellt. — Sehr eigenthümlich verhalten sich wieder die Ausführungsgänge; der Endkanal des 23. Segmentes (E^{23}) hat sich mit dem Urnierengang (*ug*) vereinigt und stellt eine Leiste desselben dar, in der aber noch ein von dem des Urnierenganges deutlich getrenntes Lumen zu erkennen ist; die Endkanäle des 24., 25. und 26. Segmentes haben sich zu einem von oben nach unten plattgedrückten Strange vereinigt, in welchem die drei Lumina ganz deutlich zu erkennen sind; am weitesten nach außen, also am nächsten dem Urnierengange, trifft man das Lumen des 24. Endkanals (E^{24}), daran schließt sich das des 25. und den Schluss macht das des 26. So sieht man also auf einem und demselben Querschnitt durch die Urniere Bestandtheile von nicht weniger als sechs Segmenten (dem 23.—28).

Bald darauf vereinigt sich die aus der Verschmelzung der Wände des 24., 25. und 26. Endkanals entstandene Platte mit der Leiste des Urnierenganges. Gleichzeitig senkt sich der 27. Endkanal tiefer herab und tritt mit dem medialen Rande der Platte in Verbindung. So kommt es also zur Bildung eines mächtigen, von oben nach unten zusammengedrückten und etwas schiefgestellten Stranges (Fig. 10), der im Allgemeinen aus zwei Zellschichten zusammengesetzt ist und zwischen denselben sechs Lumina enthält. Am weitesten nach außen ist das durch seine Größe ausgezeichnete Lumen des Urnierenganges gelegen; darauf folgen der Reihe nach die engen Lumina des 23.—26. Endkanals und den Schluss macht das Lumen des 27. Endkanals, das sich wieder durch seine größere Weite auszeichnet. Nach hinten zu verengt sich auch dieses Lumen wieder, wie überhaupt die Lumina aller Endkanäle von vorn nach hinten an Weite abnehmen.

Allmählich vereinigen sich dann die Lumina der Endkanäle mit dem Lumen des Urnierenganges, während sich gleichzeitig neue Endkanäle dem medialen Rande des Stranges anschließen. Da der Durchmesser der Lumina der Endkanäle ein sehr kleiner ist und

nur einen Bruchtheil der Dicke eines Schnittes beträgt, so ist die Einmündung in den Urnierengang immer nur sehr schwer zu sehen. Ich habe mich aber in einigen Fällen sicher davon überzeugt und glaube, dass sie stets vorhanden ist.

Nach hinten nimmt der Durchmesser des Urnierenganges allmählich zu. Diese Zunahme kommt nicht bloß auf Rechnung der Vergrößerung seines Lumens, sondern auch auf Rechnung der Dickenzunahme seiner Wand. Die Platte oder der Strang, welcher die letzten Endkanäle zusammenfasst und mit der Wand des Urnierenganges verbunden ist, rückt von der medialen Seite dieses Ganges allmählich auf seine dorsale Seite (vgl. Fig. 11). Die in dieser Figur dorsal von dem weiten Lumen des Urnierenganges sichtbaren fünf engen Lumina dürften dem 28. bis 32. Endkanal angehören. Schließlich nähern sich die beiden Urnierengänge, legen sich an einander und treten in eine von der dorsalen Wand der Kloake herabreichende Papille ein. Ihre Lumina bleiben aber bis an ihr Ende von einander getrennt. Die erwähnte Papille besitzt einen Überzug von platten Epithelzellen, zeigt aber keine Öffnung.

Dies ist leider der letzte männliche Embryo, von dem ich eine Querschnittserie besitze.

Ein anderer, etwas jüngerer Embryo von 24 mm Länge, den ich in Sagittalschnitte zerlegt hatte, zeigte wesentlich dieselben Verhältnisse, wie der eben beschriebene; nur waren die Unterschiede der einzelnen Abschnitte der Urniere noch nicht so scharf ausgeprägt.

Der nächste Embryo, von dem ich eine Querschnittserie besitze, war 27 mm lang; er gab sich sofort als Weibchen zu erkennen. Ich habe nur von der rechten Urniere dieses Embryo eine Rekonstruktion angefertigt und nach meiner Skizze die Fig. 2 Taf. XIX zeichnen lassen. In so weit der Verlauf der Tubuli contorti auf dieser und den folgenden Figuren schematisch angegeben ist, ist dies durch Punktirung kenntlich gemacht. — Die rechte Urniere bestand aus 32 Segmenten. Davon waren die ersten sieben im höchsten Grade rückgebildet und stellten nur einfache, gerade gestreckte Einsenkungen des Peritonealepithels dar. Sie waren an ihrem blinden Ende weder zu Urnierenbläschen erweitert, noch war eine Spur eines absteigenden Schenkels vorhanden. Am meisten von diesen sieben Kanälchen waren die ersten zwei rückgebildet, die sich von dem umgebenden Bindegewebe eigentlich nur durch eine etwas dichtere Stellung der Zellen abhoben. — Auch das achte und neunte Kanälchen waren noch stark rückgebildet; doch war wenigstens noch

eine Andeutung eines Urnierenbläschens und eines absteigenden Schenkels zu sehen. Erst am zehnten Urnierensegmente wurde das Urnierenbläschen größer und der absteigende Schenkel war, wenn auch zunächst noch undeutlich in einen Tubulus contortus und einen Endkanal differenzirt. Der Endkanal führte in den Anfang des WOLFF'schen Ganges. Von da an nahm die Größe und Ausbildung der Urnierensegmente nach hinten mehr und mehr zu und die beiden hinteren Drittel der Urniere verhielten sich, abgesehen von gewissen Eigenthümlichkeiten der Endkanäle, wesentlich so, wie bei dem männlichen Embryo von 25,3 mm Länge (Taf. XIX Fig. 1). Das letzte Segment war wieder, wie in der Mehrzahl der Fälle, hochgradig rückgebildet; es war eigentlich nur durch ein kleines, gestieltes Bläschen vertreten, das weder mit der Leibeshöhle, noch mit dem Urnierengang in Verbindung trat.

Der letzte deutliche und zugleich auffallend große Trichter war der des 27. Segmentes; im 28. war nur auf der linken Seite noch ein deutlicher Trichter zu sehen; im 29. war der Trichter auf beiden Seiten undeutlich und im 30. war keine Spur eines solchen mehr vorhanden; wohl aber fand sich noch ein ziemlich weiter Trichterkanal. — Die Urnierenbläschen zeigten den Beginn einer Differenzirung, von der aber erst bei Besprechung des nächsten Stadiums die Rede sein soll. — Die Tubuli contorti waren stark gewunden, am stärksten in der Strecke vom 22. oder 23. bis zum 31. Segment. — Die Endkanäle zeigten folgendes Verhalten. Schon in der Höhe des Endkanals des 14. Segmentes beginnt an der dorsalen Wand des Urnierenganges eine Leiste, die, allmählich höher werdend, nach hinten zieht, um ungefähr zwischen 18. und 19. Segment aufzuhören. Mit dieser Leiste treten die Endkanäle des 14. bis 18. Segmentes in Verbindung. Ein Lumen ist in der letzten Strecke der Endkanäle und in der Leiste gewöhnlich nicht deutlich zu erkennen; wenn aber ein solches vorhanden ist, so kann man sich überzeugen, dass das Lumen eines Endkanals zunächst eine Strecke weit in der Leiste nach hinten zieht, um sich schließlich mit dem Lumen des Urnierenganges zu verbinden. Ich habe diese Leiste in dem Rekonstruktionsbild (Fig. 2 Taf. XIX) als Verdickung der medialen Wand des Urnierenganges dargestellt; in Wirklichkeit liegt sie aber, wie erwähnt, an der dorsalen Wand.

Darauf folgt eine Strecke von ungefähr fünf Segmenten, in welcher die Leiste derart unterbrochen ist, dass sie immer nur von der Verbindungsstelle eines Endkanals mit dem Urnierengang in

kurzer Ausdehnung nach hinten zieht, um allmählich flach auszulaufen. An der Verbindungsstelle des nächsten Endkanals beginnt dann die Leiste von Neuem, zieht wieder eine Strecke weit nach hinten, hört dann allmählich auf, sodann folgt wieder eine Verbindung eines Endkanals, eine Leiste und so fort in jedem Segment. Von der Verbindungsstelle des Endkanals des 23. Segmentes an wird aber die Leiste wieder kontinuirlich, wendet sich an die mediale Wand des Urnierenganges und nimmt nach hinten immer mehr an Höhe zu. Wie diejenigen Fälle, in welchen das Lumen des Endkanals in die Leiste und von dieser in den Urnierengang zu verfolgen ist, lehren, ist die Leistenbildung nur im Sinne einer Verschiebung der Einmündungsstellen der Endkanäle zu deuten. Nur geht diese Verschiebung im hinteren Drittel der Urniere beim Weibchen lange nicht so weit, als beim Männchen, und damit stimmt auch überein, dass die Leiste beim Weibchen außerordentlich viel niedriger ist, als beim Männchen. — Von der Theilung des Urnierenganges in den WOLFF'schen und MÜLLER'schen Gang soll später die Rede sein.

Die Urnierengänge der beiden Seiten legen sich hinten wieder an einander, ihre Lumina bleiben aber von einander getrennt und die Gänge treten in eine, von niedrigem Epithel bekleidete Papille, welche, wie beim Männchen, in die dorsale Wand der Kloake hineinragt.

Ein anderer Embryo von gleicher Länge zeigte wesentlich dasselbe Verhalten, wie der früher beschriebene von 25,3 mm Länge. Die vordersten Urnierenkanälchen waren also gut entwickelt, nur waren sie kurz und stark zusammengedrängt; aber sie standen alle mit dem Urnierengang in Verbindung. Auch das Verhalten der Endkanäle war, so viel sich dies nach der Sagittalschnittserie, in welche dieser Embryo zerlegt war, beurtheilen ließ, das gleiche, wie bei jenem Embryo. Der erwähnte Embryo von 27 mm Länge gab sich also wieder als Männchen zu erkennen.

Der nächste Embryo, der gleichfalls in Sagittalschnitte zerlegt war, hatte eine Länge von 28 mm. Die vordersten Urnierenkanälchen waren hochgradig rückgebildet und zeigten keine Spur einer Verbindung mit dem Urnierengang. Musste schon dieser Umstand den Schluss rechtfertigen, dass es sich um einen weiblichen Embryo handelte, so ergab sich derselbe auch aus dem Verhalten der Endkanäle, das sich ganz so gestaltete, wie bei dem zuletzt beschriebenen weiblichen Embryo. — Einen Schnitt durch den hinteren Theil der

rechten Urniere dieses Embryo habe ich auf Taf. XV Fig. 12 abgebildet. Es sind sieben Segmente getroffen und das Bild dient in erster Linie dazu, eine Vorstellung von der Richtung und dem Verlauf der Endkanäle zu geben.

Der nächst ältere Embryo hatte eine Länge von 30 mm. Die Rückbildung des proximalen Endes der beiden Urnieren und das Verhalten der Endkanäle ließen keinen Zweifel darüber zu, dass man es mit einem weiblichen Embryo zu thun hatte. Ich habe den Embryo in Querschnitte zerlegt und nach der Serie wieder die rechte Urniere rekonstruirt (Fig. 3 Taf. XIX). Die Urniere bestand aus 33 Segmenten; von diesen waren wieder die ersten sieben im höchsten Grade rückgebildet, zeigten keine Urnierenbläschen, keine absteigenden Schenkel und traten mit dem Urnierengang in keine Verbindung. — Die folgenden waren besser ausgebildet; sie wurden nach hinten allmählich größer und besaßen, wie bei den jüngeren Embryonen, im hinteren Drittel den höchsten Grad der Ausbildung. Nur das letzte Segment machte wieder eine Ausnahme, indem es auf ein kleines Bläschen reducirt war, das keine Verbindung mit dem Urnierengang fand. Die Trichter waren in der Mitte der Urniere und etwas hinter derselben am größten und das Cylinderepithel, das sie bekleidete, breitete sich noch etwas über die Umgebung aus. Vom 29. Segment an waren die Trichter geschlossen und an ihrer Stelle fand sich, dicht unter dem Epithel der Leibeshöhle, im 29. und 30. Segment ein kleines Bläschen, von welchem der Trichterkanal ausging. Diese bläschenförmigen Anfänge der Trichterkanäle lagen unmittelbar hinter einander (vgl. die Fig.). Es sind dies individuelle Eigenthümlichkeiten, denen wohl keine tiefere Bedeutung zugesprochen werden kann. — Die Urnierenbläschen hatten sich zu Malpighi'schen Körperchen umgebildet. Die ersten Anfänge dieser Umbildung waren, wie erwähnt, schon an etwas jüngeren Embryonen zu bemerken; aber erst jetzt kann man von wirklichen Malpighi'schen Körperchen sprechen. Diese sind aus den Urnierenbläschen dadurch entstanden, dass ihre Wand an einer Stelle durch eine Gefäßschlinge eingestülpt wurde. Die Stelle, wo dies geschieht, ist nicht bei allen Urnierenbläschen ganz genau dieselbe; bald wird die dorsale, bald die mediale Wand eingestülpt, oder aber es treibt die betreffende Gefäßschlinge, wie in dem auf Taf. XVII Fig. 12 abgebildeten Falle, das Epithel an der Grenze zwischen dorsaler und medialer Wand hervor. Nie aber erfolgt die Einstülpung an der lateralen oder ventralen Wand. Die dorsale und mediale und auch die vordere Wand

werden von einem einschichtigen Plattenepithel gebildet, aber trotzdem wird die, die Wand hervortreibende Gefäßschlinge nicht von einem Plattenepithel, sondern von Cylinderepithel bekleidet. Man gewinnt den Eindruck, als ob die Gefäßschlinge auf das Epithel einen Reiz ausübte, der die Zellen zur Vermehrung und Verlängerung zwänge. Von dem hinteren Ende der ventralen Wand, da wo diese mit der hinteren Wand zusammentrifft, geht der Tubulus contortus aus, der zunächst im Bogen nach hinten und oben zieht, um sich dann in mehrfache Schlingen zu legen, von denen einige sich über das MALPIGHI'sche Körperchen hinüberschieben (vgl. Fig. 12 *c*). Endlich geht der Tubulus contortus in den Endkanal über, der an der medialen Seite des MALPIGHI'schen Körperchens zum Urnierengang nach abwärts zieht (E^{25} Fig. 12).

Aber nicht in allen Segmenten sind die Urnierenbläschen in der auf Taf. XVII Fig. 12 dargestellten Weise zu MALPIGHI'schen Körperchen umgebildet. Vielmehr betrifft diese Umbildung nur das hintere Drittel der Urniere, das, wie wir schon früher gesehen haben, den anderen Abschnitten stets in der Entwicklung vorauseilt. Im 20. bis 22. Segment ist nur eine Andeutung einer Einstülpung des Urnierenbläschens zu sehen, und weiter vorn verhalten sich die Urnierenbläschen noch ganz eben so wie in früheren Stadien.

Das Verhalten der Endkanäle ist aus der Rekonstruktion ersichtlich. Die hinteren biegen, nachdem sie zwischen den Schlingen der Tubuli contorti steil nach abwärts gezogen sind, im stumpfen Winkel nach hinten um und treten mit der schon erwähnten Leiste an der medialen Seite des Urnierenganges in Verbindung. Die vorderen dagegen ziehen mehr direkt zum Urnierengang und die Leiste, mit der auch sie zum Theil in Verbindung treten, verflacht sich nach hinten wieder, bevor der nächste Endkanal an den Urnierengang herangetreten ist. —

Der nächste Embryo war 31 mm lang; er unterschied sich, abgesehen von dem Verhalten des MÜLLER'schen Ganges, nur in untergeordneten Punkten von dem eben beschriebenen. Ich habe ihn gleichfalls in Querschnitte zerlegt und nach der Serie die Rekonstruktion auf Taf. XIX Fig. 4 angefertigt. Die rechte Urniere bestand aus 32 Segmenten. Die ersten sechs waren wieder im höchsten Grade rückgebildet; das siebente war besser entwickelt, ließ aber noch keine Verbindung mit dem WOLFF'schen Gang erkennen; erst das achte trat mit diesem in Verbindung. — Die Trichter waren wieder in der Mitte und etwas hinter der Mitte der Drüse am besten

entwickelt; die letzten waren die größten und das Cylinderepithel, von dem sie ausgekleidet waren, breitete sich ziemlich weit über die Umgebung aus. Der letzte Trichter gehörte dem 28. Segment an. Das 29. und 30. Segment hatten zwar keinen Trichter, wohl aber einen sehr weiten Trichterkanal, welcher mit seinem blindgeschlossenen Ende bis dicht unter das Peritonealepithel reichte. Der Trichterkanal des 31. Segmentes war kurz und eng. Das 32. Segment hatte keinen Trichterkanal mehr, sondern war nur durch ein kleines Bläschen repräsentirt, das durch einen engen Kanal mit dem Ende des Urnierenganges in Verbindung trat. — Das Verhalten der Endkanäle war wesentlich dasselbe wie in dem früher besprochenen Fall.

Einen anderen Embryo von derselben Länge, gleichfalls ein Weibchen, hatte ich in Sagittalschnitte zerlegt. Dieser Serie ist der Schnitt der Fig. 7 Taf. XV entnommen, welcher bei *tu* das gemeinsame Ostium abdominale der beiden Tuben zeigt.

Leider besitze ich nur noch eine einzige Serie durch einen noch älteren Pristiurusembryo (von 34 mm Länge), die ich aber zur Untersuchung nicht verwenden konnte, da die Epithelien nicht so tadellos erhalten sind, als dies für die Beurtheilung der hier in Frage kommenden Verhältnisse nothwendig ist. Die Serien von älteren Scyllium-Embryonen (von 41, 53 und 61 mm Länge) kann ich desshalb nicht verwenden, weil sie unvollständig sind.

Ich habe nun noch ein paar Worte über die Bildung der sekundären Malpighi'schen Körperchen und über die Entwicklung des Müller'schen Ganges nachzuholen. — Über den ersten Punkt kann ich mich kurz fassen. Es ist mir trotz mehrfacher Bemühungen nicht gelungen, brauchbare Plattenmodelle einzelner Urnierensegmente älterer Stadien herzustellen. An dem Embryo von 25,3 mm Länge sieht man, wie bereits erwähnt wurde, im hinteren Drittel der Urniere von der medialen Seite der Urnierenbläschen, zwischen der Einmündung des Trichterkanals und dem Anfang des Tubulus contortus einen Strang abgehen, der lateral von dem Endkanal eben desselben Segmentes nach hinten zieht und sich an einer Stelle zu einem kleinen Bläschen erweitert. Dieser Strang ist auf der Abbildung des Plattenmodelles (Fig. 23 Taf. XVII) mit b^1 bezeichnet. Wie und wo der Strang hinten endigt, habe ich nicht mit Sicherheit herausbringen können. — Im mittleren Drittel der Urniere ist an Stelle des Stranges nur eine kleine, dem Urnierenbläschen medial ansitzende Knospe zu sehen. — Bei den Embryonen von 27 und

28 mm Länge war der Strang auch im mittleren Drittel der Urniere leicht aufzufinden, und namentlich die Sagittalschnitte erweckten den Eindruck, dass derselbe, nachdem er den Endkanal gekreuzt hat, mit der Vorderwand des nächstfolgenden Urnierenbläschens in Verbindung tritt. Im hinteren Drittel der Urniere scheint eine Verbindung des theilweise hohlen Stranges mit dem Endkanal eingetreten zu sein. Jedenfalls treten mit dem absteigenden Stück dieses Kanals bei Embryonen von 28 und mehr Millimeter Länge von vorn und hinten her Kanälchen in Verbindung (vgl. namentlich den dritten Endkanal von links auf Fig. 12 Taf. XV). Über das weitere Schicksal des Stranges kann ich nichts mittheilen. Wenn er, wie zu vermuthen ist, in der That mit der Bildung sekundärer MALPIGHI'scher Körperchen und davon ausgehender sekundärer Urnierenkanälchen in Zusammenhang zu bringen ist, so würden also diese durch Knospung aus den primären Urnierenbläschen den Ursprung nehmen.

Was den MÜLLER'schen Gang betrifft, so war von der Umbildung der Vornierenostien zum Ostium abdominale tubae und von der Verschmelzung der beiden Tubenostien schon im zweiten Kapitel die Rede. Die vier Stadien der Bildung des MÜLLER'schen Ganges, welche uns in den Rekonstruktionsbildern der Taf. XIX entgegentreten, lassen wohl keinen Zweifel darüber zu, dass der MÜLLER'sche Gang, abgesehen von seinem vordersten Ende, durch eine von vorn nach hinten fortschreitende Theilung des primären Urnierenganges entsteht. Es theilt sich also der primäre Urnierengang, der selbst aus dem Vornierengang hervorgegangen ist, der Länge nach in den sekundären Urnierengang, für welchen allein vielleicht der Ausdruck »WOLFF'scher Gang« zu reserviren wäre, und in den MÜLLER'schen Gang. Im jüngsten, von mir untersuchten Stadium (Fig. 1 Taf. XIX) reichte der MÜLLER'sche Gang bis ungefähr in die Höhe des 7. Urnierensegmentes; im zweiten Stadium (Fig. 2) bis zur Mitte zwischen 17. und 18., im dritten (Fig. 3) bis zum 26. und im vierten (Fig. 4) bis zum 29. Segment. An den betreffenden Stellen traten also WOLFF'scher Gang und MÜLLER'scher Gang zum primären Urnierengang zusammen. Die Verbindung erfolgt stets in der Weise, dass sich die Lumina der beiden Gänge vereinigen. Nie hört das Lumen des MÜLLER'schen Ganges nach hinten zu auf und nie setzt er sich in eine Leiste des primären Urnierenganges fort. Von der Art der Verbindung der beiden Gänge bei dem männlichen Embryo von 25,3 mm Länge war schon früher die Rede (vgl. Fig. 7 Taf. XVII). Wie die Verbindung bei dem weiblichen Embryo von 27 mm Länge

erfolgt, ist aus Fig. 13 Taf. XVII zu entnehmen; man sieht auch hier wieder bei hoher Einstellung die beiden Gänge von einander getrennt und zwischen den beiden Lumina eine dünne Brücke, und man kann sich mit voller Sicherheit durch Tieferstellen des Tubus überzeugen, dass die Lumina thatsächlich in einander fließen. Auf dieses Verhalten ist, wie früher, in der Figur Rücksicht genommen. — Die nächste Figur (Fig. 14 Taf. XVII) zeigt die Verbindung der beiden Gänge bei dem Embryo von 30 mm Länge und die Fig. 15 dieselbe bei dem Embryo von 31 mm Länge. Wesentlich dasselbe lehren auch meine Querschnittserien von Torpedo ocellata und marmorata; man darf daher wohl sagen, dass die Theilung des primären Urnierenganges dort den Anfang macht, wo die ersten Urnierenkanälchen in denselben einmünden und dass sie von hier nach hinten fortschreitet.

Aus den mitgetheilten Thatsachen geht hervor, dass wir an der Urniere der Selachier nach der Art ihrer weiteren Ausbildung drei Abschnitte zu unterscheiden haben. Der erste Abschnitt ist der kürzeste; er ist in beiden Geschlechtern verschieden entwickelt und diese Verschiedenheit setzt uns in den Stand, schon in ganz jungen Stadien, lange bevor sich andere sexuelle Differenzen ausgebildet haben, die beiden Geschlechter mit Sicherheit von einander zu unterscheiden. Beim weiblichen Geschlecht verfällt dieser Abschnitt sehr bald einer Rückbildung; seine Kanälchen gehen keine Verbindung mit dem Urnierengang ein und gehen bis auf ganz unscheinbare Reste zu Grunde. Ob sich solche auch noch beim erwachsenen Thiere finden, habe ich aus der Arbeit Semper's nicht entnehmen können; sie würden, wenn sie vorhanden wären, als Parovarium aufzufassen sein. — Beim Männchen ist der erste Abschnitt der Urniere viel besser ausgebildet. Wenn auch seine Kanälchen keine so weitgehende Differenzirung erfahren wie die Kanälchen des zweiten und dritten Abschnittes, so erleiden sie doch keine eigentliche Rückbildung, sondern bleiben nur auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen. Sie treten, wie die Kanälchen der beiden hinteren Abschnitte, mit dem Urnierengang in offene Verbindung. Wie aus den Untersuchungen Semper's über den Bau des Urogenitalsystems der erwachsenen Selachier hervorgeht, entwickelt sich dieser Abschnitt beim Männchen zum Nebenhoden, indem in späteren Stadien die Urnierenkanälchen mit der Anlage des Hodens in Verbindung treten und dadurch zu Vasa efferentia testis werden. — Der erste Abschnitt der Urniere umfasst in beiden Geschlechtern etwa sieben bis neun Segmente.

Der zweite und dritte Abschnitt der Urniere stellen die eigentliche harnbereitende Drüse dar, und so sehr man berechtigt ist, dem ersten Abschnitt eine Sonderstellung einzuräumen, so wenig ist man meiner Ansicht nach berechtigt, die beiden hinteren Abschnitte einander scharf gegenüberzustellen. Die letzteren unterscheiden sich zunächst und in erster Linie nur durch den verschiedenen Grad ihrer Ausbildung von einander, und das eigenthümliche Verhalten der Ausführungsgänge oder Endkanäle der einzelnen Segmente kann in Anbetracht der sonstigen principiellen Übereinstimmung erst in zweiter Linie in Betracht kommen. In beiden Abschnitten ist jedes Urnierenkanälchen in vier Strecken gesondert: 1) den mit oder ohne Trichter beginnenden Trichterkanal, 2) das MALPIGHI'sche Körperchen, 3) den Tubulus contortus und 4) den Endkanal. Der zweite Abschnitt unterscheidet sich vom dritten zunächst durch die geringe Größe aller seiner Theile und charakterisirt sich ferner dadurch, dass die Endkanäle nach kurzem Verlaufe in den Urnierengang münden. Er besteht aus 12—14 Segmenten, ist also beträchtlich länger als der erste Abschnitt. Der dritte Abschnitt ist etwas kürzer, indem er nur aus 10—12 Segmenten besteht; aber trotzdem stellt er in Folge der mächtigen Entfaltung der einzelnen Segmente den wichtigsten Theil der ganzen Drüse dar. Auch an ihm lässt sich eine geschlechtliche Differenzirung erkennen. Diese kommt in dem Verhalten der Endkanäle zum Ausdruck. Obwohl dieselben auch beim Weibchen beträchtlich in die Länge wachsen und ihre Einmündungsstellen in den Urnierengang sich in caudaler Richtung verschieben, so geschieht dies doch bei Weitem nicht in dem Grade wie beim Männchen. Der Sinn dieser Verschiedenheit liegt klar zu Tage. Beim Weibchen werden die Geschlechtsprodukte, die Eier, durch einen eigenen, der ganzen Länge nach vom Urnierengang getrennten Kanal, den MÜLLER'schen Gang, abgeleitet; beim Männchen dagegen werden die Geschlechtsprodukte, das Sperma, vom Urnierengang abgeleitet und es wird ihnen auf diesem Wege eine gewisse Menge Harns beigemischt. Das eigenthümliche Verhalten der Endkanäle bringt es nun aber mit sich, dass nur der Harn des vorderen, weniger entwickelten Theiles der Drüse beigemischt werden kann, während der des hinteren Theiles, dessen Menge gewiss eine ungleich größere ist, von den Geschlechtsprodukten getrennt bleibt. So erblicken wir also in dem eigenthümlichen Verhalten der Endkanäle des Männchens eine Schutzvorrichtung, welche im innigsten ursächlichen Zusammenhang mit der Erhaltung der Art steht. —

Indem ich nun zur Besprechung der Litteratur übergehe, bemerke ich, dass ich es absichtlich vermieden habe, der üblichen Nomenklatur zu folgen; ich habe die alten Bezeichnungen nur dort beibehalten, wo mir die Möglichkeit von Missverständnissen ganz ausgeschlossen zu sein schien.

Wie ich der Arbeit SEMPER's entnehme, hat HYRTL bei Chimaera nur den hinteren Abschnitt des »Drüsentheils der Niere« als eigentliche Niere angesehen, den vorderen dagegen als »LEYDIG'sche Drüse« bezeichnet und zu jenem in Gegensatz gebracht. LEYDIG selbst kennt diesen Gegensatz nicht. STANNIUS hat wieder den Gegensatz beider Abschnitte der Niere festgehalten. Obwohl nun SEMPER selbst betont, dass die beiden Abschnitte »in absolut indentischer Weise« entstehen und daher vom entwicklungsgeschichtlichen Standpunkte kein Grund vorhanden wäre, sie von einander zu scheiden, so hält er doch an der Unterscheidung HYRTL's und STANNIUS' fest. Er stützt sich dabei auf das Verhalten der Ausführungsgänge; da beim Männchen der Ausführungsgang der vorderen Abtheilung der Niere zum Samenleiter wird, während die Ausführungsgänge der hinteren Abtheilung immer Harnleiter bleiben, hält er es für zweckmäßig, den vorderen Abschnitt der Drüse als LEYDIG'sche Drüse und ihren Ausführungsgang als LEYDIG'schen Gang, den hinteren Abschnitt dagegen als eigentliche Niere (oder »sogenannte Niere«) und ihre Ausführungsgänge als Harnleiter oder Ureteren zu bezeichnen. — In ähnlicher Weise verfährt BALFOUR; nur nennt er den vorderen Abschnitt der Drüse und nur diesen allein WOLFF'schen Körper und stellt diesen in einen gewissen Gegensatz zur eigentlichen Niere (kidney proper). Dass durch diese Unterscheidung leicht eine Verwirrung entstehen kann, liegt, wie mir scheint, klar auf der Hand. Erstens sollte man bei derartigen Erörterungen nicht einzig und allein das Verhalten beim Männchen zur Richtschnur nehmen und zweitens sollte meiner Ansicht nach der Ausdruck Ureter ausschließlich für den Ausführungsgang der Nachniere oder des Metanephros der Amnioten reservirt bleiben. Durch die übliche Nomenklatur wird leicht der Verdacht wachgerufen, dass die Selachier wirkliche Ureteren im letzterwähnten Sinne besitzen und dass daher die »eigentliche Niere« der Nachniere der Amnioten homolog sei. Ich habe daher für die Ausführungsgänge der einzelnen Segmente der Urniere die Bezeichnung Endkanäle gewählt und halte es für ganz überflüssig, die Endkanäle der beiden Abschnitte der Niere mit besonderen Namen zu belegen. Will man für die beiden Abschnitte der ersteren besondere

Namen, so kann man sie als Vorderniere und Hinterniere bezeichnen, aber man sollte den Ausdruck »eigentliche Niere« ganz vermeiden. Denn es ist doch bisher von Niemandem bezweifelt worden, dass auch der vordere, auf den Nebenhoden folgende Abschnitt der Niere ein harnbereitendes Organ ist.

Semper nennt die von mir so genannten Trichterkanäle »Segmentalgänge«, ein Ausdruck, der an sich ganz zutreffend wäre, den ich aber desshalb vermieden habe, weil Balfour als »segmental duct« den Vornierengang, beziehungsweise den primären Urnierengang bezeichnet; auch verbindet Semper mit seinem Ausdruck die Vorstellung, dass die »Segmentalgänge« der Selachier den »Segmentalorganen« der Anneliden morphologisch gleichwerthig seienr Balfour bezeichnet die Trichterkanäle als »segmental tubes«; auch dieser Ausdruck ist an sich ganz zweckmäßig und ließe sich mit Segmentalröhrchen übersetzen; aber Balfour nennt zuerst die ganzen Urnierenkanälchen »segmental tubes« und schränkt später, bei älteren Embryonen, diesen Ausdruck auf die erste Strecke der Urnierenkanälchen, den Trichterkanal, ein. Gewiss haben auch Andere außer mir dies bei der Lektüre seiner Arbeit als Übelstand empfunden.

Balfour schildert die Weiterbildung der Urniere der Hauptsache nach folgendermaßen. Die Urnierenkanälchen nehmen zunächst eine Λ-förmige Gestalt an, mit einem vorderen Schenkel, der sich in die Leibeshöhle öffnet, und einem hinteren Schenkel, der sich mit dem Urnierengang verbindet (Stadium *L*). Nachdem diese Verbindung eingetreten ist, bilden sich an jedem Kanälchen vier Abschnitte aus. Diese entsprechen den vier auch von mir unterschiedenen Strecken jedes Kanälchens; wie sie entstehen, wird nicht gesagt. Balfour giebt sodann ganz richtig an, dass die weiteren Veränderungen hauptsächlich in einer Verlängerung des dritten Abschnittes bestehen, der sich in einen Tubulus contortus umwandelt und die Hauptmasse eines jeden Segmentes der Urniere bildet. Auch hier hat Balfour die Details nicht untersucht. Eigenthümlich ist die Darstellung der Bildung der Malpighi'schen Körperchen. Nach Balfour soll jedes Urnierenbläschen (ungefähr im Stadium *O*) in proximaler und distaler Richtung auswachsen; der distale Theil soll zum Malpighi'schen Körperchen werden, der proximale mit dem vierten Abschnitt des vorhergehenden Segmentes in Verbindung treten. An der Stelle, wo sich diese Verbindung herstellt, soll sich ein sekundäres Malpighi'sches Körperchen bilden. Die ganze Darstellung macht den Eindruck von Unsicherheit und Balfour selbst

hebt hervor, dass hier noch manche Frage zu lösen sei. — Dieser Darstellung gegenüber kann ich mit voller Bestimmtheit angeben, dass die MALPIGHI'schen Körperchen nicht aus einem Auswuchs der Urnierenbläschen, sondern aus diesen selbst hervorgehen. In Beziehung auf die Bildung der sekundären MALPIGHI'schen Körperchen haben, wie erwähnt, auch meine Untersuchungen zu keinem befriedigenden Resultat geführt und ich verweise zur Beurtheilung der Angaben BALFOUR's auf das früher Gesagte.

Zwischen dem Stadium *M* und *N* beginnen sich nach BALFOUR an den hintersten zehn bis elf Segmenten des ursprünglich einheitlichen Organs Veränderungen zu vollziehen, welche dahin führen, dass sie sich von den vorderen Segmenten als eine distinkte Drüse trennen, die BALFOUR als kidney proper von den unveränderten vorderen Segmenten, die den WOLFF'schen Körper bilden, unterscheidet. Diese Veränderungen der zehn bis elf hintersten Segmente betreffen bloß den vierten Abschnitt eines jeden Segmentes, der sich nach hinten verlängert und sich dabei im Anschluss an den WOLFF-schen Gang in caudaler Richtung verschiebt. Diese in die Länge gezogenen vierten Abschnitte der genannten Nierensegmente bezeichnet BALFOUR, wie SEMPER, als Ureteren und stellt sich vor, dass sich bei ihrer Verlängerung die ursprünglichen Einmündungsstellen schließen und dafür weiter hinten neue bilden. So konnte es kommen, dass WIEDERSHEIM in seinem Lehrbuche der vergleichenden Anatomie (II. Aufl.) einmal von einem »Sichlosreißen« der Urnierenkanälchen von ihren ursprünglichen Einmündungsstellen und von einem Wiederöffnen ins hintere Ende des sekundären Urnierenganges (beim Weibchen) oder in den Sinus urogenitalis (beim Männchen) sprechen konnte. Die Darstellung BALFOUR's lässt sich nicht gut im Auszuge wiedergeben und ich will sie daher in Anbetracht der principiellen Wichtigkeit des Gegenstandes wörtlich hierhersetzen.

BALFOUR sagt (pag. 273): »During stages *M* and *N* the ureters elongate considerably, and since the foremost ones grow the most rapidly, they soon come to overlap those behind. As each ureter grows in length it remains an incomplete tube, and its lumen, though proportionately prolonged, continues to present the same general relations as at first. It is circumscribed by its proper walls only dorsally and laterally; its floor being formed in the case of the front ureter by the Wolffian duct, and in the case of each succeeding ureter by the dorsal wall of the ureter in front. This is most easily seen in longitudinal sections« etc. Später (pag. 274) heißt

es: »Most of the ureters continue to end blindly at the close of stage *N*, and appear to have solid posterior terminations like that of the Müllerian duct in Birds.« »By stage *O* all the ureters have become prolonged up to the cloacal end of the Wolffian duct, so that the anterior one has a length equal to that of the whole kidney proper. For the most part they acquire independent openings into the end section of the Wolffian duct, though some of them unite together before reaching this.« BALFOUR erwähnt auch die Leiste des Urnierenganges »in which there are a series of perforations representing the separate lumens of the ureters«.

In dieser Darstellung sind richtige Beobachtungen und irrige Deutungen so bunt durch einander gemengt, dass es nur für Denjenigen, der die Objekte aus eigener Anschauung kennt, möglich ist, Beobachtung und Deutung aus einander zu halten. Von einem Verschluss der primären Einmündungsöffnungen und einer späteren Neubildung von solchen kann keine Rede sein. Der ganze Process beruht auf einer Wachsthumsverschiebung; die Endkanäle legen sich an einander, ihre Wände verschmelzen und bilden eine dem Urnierengang aufsitzende Leiste und ihre Einmündungen in den Urnierengang verschieben sich in distaler Richtung. An Sagittalschnitten kann es vielleicht das eine oder andere Mal den Anschein bekommen, als ob die ventrale Wand der Endkanäle fehlte und durch die dorsale Wand der benachbarten Kanäle ersetzt würde; da aber die Leiste, welche die Lumina der Endkanäle enthält, dem Urnierengange schief oder höchstens am hintersten Ende nahezu senkrecht aufsitzt, so sind Sagittalschnitte zur Untersuchung des Verhaltens der Lumina der Endkanäle durchaus ungeeignet.

Eben so wenig kann ich BALFOUR in Betreff des Verhaltens der MÜLLER'schen Gänge beistimmen. BALFOUR sagt, man sollte meinen, dass dort, wo MÜLLER'scher und WOLFF'scher Gang sich vereinigen, auch ihre Lumina in einander fließen. Dies sei aber keineswegs sicher und »it seems quite possible, that the lumen of the oviduct never does open into that of the segmental duct« (pag. 266). Es sei ganz wohl möglich, dass der hintere Theil des Oviducts sich als eine nahezu solide Leiste entwickle, die sich von der unteren Seite des primären Urnierenganges (segmental duct) abspalte und in welche im äußersten Falle ein ganz enger Theil des Lumens des letzteren hineinreiche (pag. 267). Ich habe meine Serien daraufhin möglichst genau untersucht und mich, wie oben aus einander ge-

setzt wurde, mit aller Sicherheit überzeugt, dass die Lumina der beiden Gänge sich mit einander vereinigen.

Semper hat gefunden, dass beim Männchen von Pristiurus zehn, beim Weibchen zwölf Trichterpaare vorhanden sind. Er hat aber nicht angegeben, wie viele Exemplare er daraufhin untersucht hat, und es bleibt daher die Möglichkeit offen, dass hier individuelle Variationen vorlagen und dass im Allgemeinen die Zahl der Trichter in beiden Geschlechtern die gleiche sei. »Das hinterste Trichterpaar steht beim Erwachsenen ungefähr 2 cm von der Afteröffnung entfernt, das vorderste entspricht ungefähr dem Hinterrand des vorderen Mesenteriums. Sie stehen überall in so ziemlich gleichen Abständen von etwa 3 mm; .... sie wechseln meist mit einander ab, so dass die zwei demselben Körpergliede rechts und links angehörigen Trichter sich schräg gegenüber stehen.« Es sind demnach beim erwachsenen Thier erheblich weniger Trichter vorhanden, als bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen. Aber diese Thatsache widerspricht selbstverständlich meinen Beobachtungen nicht; denn wir haben gesehen, dass sich in späteren Stadien einzelne Trichter schließen und es darf aus der Beobachtung Semper's wohl der Schluss gezogen werden, dass dieser Process noch erheblich weiter geht, als es von mir festgestellt werden konnte.

Auffallend ist, was Semper über den proximalen Theil der Urniere von Pristiurus, der sich zum Nebenhoden entwickelt, sagt. An einer Stelle (pag. 249) heißt es, dass nur ein einziges Vas efferens vorhanden sei, an einer anderen (pag. 212) dagegen, dass drei Ausführungsgänge existiren. Solcher Widersprüche finden sich übrigens bei Semper noch in größerer Zahl und sie dürften wohl daraus zu erklären sein, dass er den Anfang seiner Arbeit schon vergessen hatte, als er das Ende schrieb. Semper war sich wohl selbst über die Zahl der Vasa efferentia nicht klar; ich möchte seine beiden Angaben mit der Bemerkung zusammenhalten, dass bei Pristiurus das Vorderende der »Leydig'schen Drüse« wegen des vielen Pigmentes schwer zu verfolgen sei (pag. 216). Vielleicht war aus demselben Grunde auch die Zahl der Vasa efferentia testis nicht genau zu ermitteln. Ich kann also in der Angabe Semper's keinen Widerspruch mit meinen Beobachtungen erblicken. Möglicherweise gehen übrigens noch einige Kanälchen des proximalen Endes der Urniere in späteren Stadien beim Männchen wieder zu Grunde.

Balfour giebt einmal gelegentlich an, dass der Wolff'sche Körper beim Männchen länger sei, als beim Weibchen; es ist aber

aus seiner Darstellung nicht zu entnehmen, ob er damit bloß den mittleren Abschnitt der Drüse, die »LEYDIG'sche Drüse« SEMPER's, die BALFOUR später allein als WOLFF'schen Körper bezeichnet, oder aber die ganze primitive Urniere meint. Im letzteren Fall würde seine Angabe unter der Voraussetzung verständlich sein, dass er die vordersten, hochgradig rückgebildeten Urnierenkanälchen des Weibchens übersehen hat. Diese Annahme findet darin eine Stütze, dass er die Rückbildung dieses Abschnittes der Urniere des Weibchens nicht erwähnt. Die eigentliche harnsecernirende Drüse ist in beiden Geschlechtern ungefähr gleich gut ausgebildet. Ein gegentheiliges Verhalten wäre auch kaum verständlich, da man sonst annehmen müsste, dass die Harnausscheidung in beiden Geschlechtern eine verschieden lebhafte sei.

VI. Über die erste Entwicklung der Keimdrüsen.

In seiner Monographie der Selachierentwicklung hat BALFOUR eigenthümliche, durch ihre Größe, ihre Form, den Körnchenreichthum ihres Protoplasmas und die Beschaffenheit ihres Kernes ausgezeichnete Zellen beschrieben, die er als »primitive ova« bezeichnete und von denen er angab, dass sie »give rise to both the male and female generative products«. Er giebt auf pag. 130—136 des genannten Werkes eine ungemein sorgfältige Beschreibung dieser Ureier, aus welcher ich nur einige Stellen hervorhebe. Nach BALFOUR sollen die Ureier, oder wie ich sie lieber nennen will, die Urkeimzellen zwischen den Stadien *I* und *K* in die Erscheinung treten. Ich bemerke dazu, dass nach der von ihm gegebenen Normentafel der Embryo im Stadium *I* drei Kiemenfurchen und ungefähr 46 Urwirbel besitzen soll, eine Angabe, die ich schon im ersten Theil meiner Mesodermarbeit kritisirt habe. Die Urkeimzellen »are confined to the region, which extends posteriorly nearly to the end of the small intestine and anteriorly to the abdominal opening of the segmental duct«. »The portion of mesentery, in which the primitive ova are most densely aggregated, corresponds to the future position of the genital ridge, but the other positions occupied by ova are quite outside this. Some ova are in fact situated on the outside of the segmental duct and segmental tubes, and must therefore effect a considerable migration before reaching their final positions in the genital ridge on the inner side of the segmental duct.«

Später haben RÜCKERT und VAN WIJHE die Untersuchung dieser

Urkeimzellen wieder aufgenommen und RÜCKERT hat gefunden, dass sich eine Anzahl derselben auch noch im ventralen Abschnitt der Urwirbel findet. Er hat für diesen Abschnitt die Bezeichnung Gonotom oder zusammen mit seinem Nephrotom die Bezeichnung Gononephrotom in Vorschlag gebracht. VAN WIJHE hat sich im Wesentlichen den Angaben RÜCKERT's angeschlossen. — Darauf habe ich in meiner ersten Abhandlung über das Mesoderm diese Urkeimzellen genauer beschrieben, auf Taf. X Fig. 7 und 8 abgebildet und die Angabe RÜCKERT's bestätigt, dass ein Theil der Urkeimzellen noch im Bereiche der Urwirbel gelegen sei. — So weit schien die Angelegenheit bis zu einem gewissen Abschlusse gebracht zu sein, als im Jahre 1894 MINOT[1] einen Aufsatz unter dem Titel »Gegen das Gonotom« veröffentlichte, in welchem er die Angaben RÜCKERT's und VAN WIJHE's einer, wie er selbst sagt, »schroffen Kritik« unterzog. Ohne BALFOUR's und meine Beobachtungen zu kennen, stellte er die Behauptung auf, dass die Urkeimzellen später wieder verschwinden, »noch lange vor der Differenzirung der wirklichen Ureier«. Zugleich sprach er die Vermuthung aus, dass die »theoretische Erklärung dieser Zellformen« »wahrscheinlich durch Betheiligung zur Zelltheilung zu suchen« sei; doch müsste dies erst »durch gewissenhafte Untersuchung« sichergestellt werden. Diese gewissenhafte Untersuchung ist MINOT schuldig geblieben. Ich werde auf die Behauptung MINOT's — eine ernste Untersuchung liegt ihr nicht zu Grunde — weiter unten nochmals zurückkommen und will vorerst meine eigenen Beobachtungen in Kürze mittheilen.

Der jüngste Embryo von Pristiurus, bei welchem ich Urkeimzellen finden konnte, hatte 18 Urwirbel; er war also sehr viel jünger, als die jüngsten Embryonen, an welchen diese Zellen bisher nachgewiesen wurden. Ja, ich kann die Möglichkeit nicht ausschließen, dass selbst bei noch jüngeren Embryonen schon Urkeimzellen vorkommen. Bei dem erwähnten Embryo fanden sie sich in ziemlich großer Zahl in der hinteren Rumpfhälfte, ventral von den letzten Urwirbeln, sowohl in der Splanchnopleura, als Somatopleura, dagegen nicht in den Urwirbeln.

Bei einem Embryo von 26—27 Urwirbeln waren einige Segmente hinter der Vornierenanlage zunächst einzelne zerstreute, dann aber dichter gehäufte Urkeimzellen hauptsächlich in der Splanchnopleura,

[1] CHARLES SEDGWICK MINOT, Gegen das Gonotom. Anatom. Anzeiger. Bd. IX. 20. Januar 1894.

aber auch vereinzelt in der Somatopleura, dagegen nicht in den Urwirbeln vorhanden. Hinter der Urwirbelregion fehlten sie.

Bei einem Embryo von 33 Urwirbeln waren die Urkeimzellen eben so vertheilt; dessgleichen bei einem Embryo von 34 Urwirbeln, nur schienen hier einzelne Urkeimzellen den ventralen Theilen der Urwirbel anzugehören.

Bei einem Embryo von 42 Urwirbeln fanden sich die ersten Urkeimzellen wieder wenige Segmente hinter der Vorniere; auch hier lagen sie hauptsächlich in der Splanchnopleura, doch waren immerhin auch einzelne in der Somatopleura gelegen; in der letzteren lagen sie mehr im dorsalen als im ventralen Theil. In den ventralen Enden der Urwirbel konnte ich nur eine geringe Zahl von Urkeimzellen auffinden. — Das Gleiche gilt von einem anderen Embryo desselben Alters, jedoch waren in den Urwirbelkommunikationen etwas mehr Urkeimzellen vorhanden.

Noch mehr waren hier bei einem Embryo von 44 Urwirbeln zu finden; sie waren zwischen den kubischen oder cylindrischen Zellen unregelmäßig vertheilt. Wesentlich dasselbe Verhalten zeigte ein Embryo von 45 Urwirbeln. Die Urkeimzellen begannen wieder einige Segmente hinter der Vorniere, traten zuerst nur in vereinzelten Exemplaren auf, nahmen dann an Zahl zu, waren in der Splanchnopleura zahlreicher, als in der Somatopleura, und waren auch in den ventralen Theilen der Urwirbel leicht aufzufinden. — Ganz eben so verhielt sich ein Embryo von 46 Urwirbeln.

Von den folgenden Embryonen habe ich wieder Rekonstruktionen auf Millimeterpapier angefertigt, jeden Schnitt notirt und die Vertheilung der Urkeimzellen eingetragen.

Embryo von 52 Urwirbeln: In der Höhe des 13. und 14. Urwirbels nur je eine Urkeimzelle in der Splanchnopleura; im 15. Segment zusammen auf beiden Seiten vier Urkeimzellen, dann wurden sie zahlreicher, reichten aber nicht über das 25. Segment nach hinten. Neben der Kloake trat in der Cutislamelle eines Urwirbels, ziemlich weit von dem ventralen Urwirbelrande entfernt, plötzlich wieder eine Urkeimzelle auf.

Embryo von 55 Urwirbeln: Die ersten Urkeimzellen fanden sich in der Höhe des 13. Segmentes; sie wurden bald zahlreicher, im 23. oder 24. Segment nahm ihre Zahl wieder ab und im 25. und 26. waren nur mehr ganz vereinzelte zu sehen. Ihre Lage war dieselbe, wie bei jüngeren Embryonen.

Embryo von 65 Urwirbeln: Die ersten Urkeimzellen lagen an der

Grenze zwischen 15. und 16. Segment; im 16., 17. und 18. waren sie noch sehr spärlich, nahmen dann an Zahl sehr zu und fanden sich hauptsächlich in der Radix mesenterii; im 28. Segment wurden sie spärlicher, nahmen dann rasch nach hinten ab und im 31. war nur mehr auf einer Seite eine vereinzelte Zelle zu sehen.

Embryo von ungefähr 78 Urwirbeln: Die ersten, vereinzelten Urkeimzellen lagen im 13. Segment. Nach hinten nahmen sie sehr rasch an Zahl zu. Sie fanden sich fast ausschließlich im Mesenterium, vor Allem an der Wurzel desselben, und waren hier oft so dicht gehäuft, dass sie einen kleinen Buckel hervortrieben. Im 24. oder 25. Segment wurden sie spärlicher, im 26. waren nur mehr wenige vorhanden und im 27. und 28. fand sich nur noch je eine in der Radix mesenterii. Im 25. und 26. Segment war je eine Urkeimzelle in der Somatopleura, ziemlich weit dorsal, gelegen; sonst gehörten alle der Splanchnopleura, und zwar, wie gesagt, der Radix mesenterii an.

Embryo von ungefähr 83 Urwirbeln: Die ersten, allerdings noch sehr spärlichen Urkeimzellen lagen hier schon im 11. Segment. Ungefähr im 13. oder 14. begann eine Falte an der Radix mesenterii, medial von den Urnierentrichtern, welche kontinuirlich oder doch nur mit geringen und unerheblichen Unterbrechungen nach hinten zog, im 18.—20. Segment ihre größte Höhe erreichte und sich darauf allmählich abflachte, um im 23. Segment zu verschwinden. Die Falte bestand fast ganz aus Urkeimzellen. Solche waren auch hinter der Falte noch in der Radix mesenterii zu sehen, bis sie im 26. Segment aufhörten. Im 27. Segment war keine Urkeimzelle vorhanden, wohl aber trat im 28. wieder eine auf der rechten Seite auf.

Embryo von 87 Urwirbeln: Bei diesem Embryo fanden sich schon im 10. Segment ein paar Urkeimzellen an der rechten Seite des Mesenteriums, an der linken aber nicht, im elften Segment waren rechts zwei oder drei, links keine vorhanden; im zwölften Segment beiderseits zwei bis drei; eben so im 13.; vom 14. an mehrten sie sich und im 15. trat rechts ein niedriger Wulst auf, der fast nur aus Urkeimzellen zusammengesetzt war. Bald darauf verschwand der Wulst wieder, um im 17. Segment abermals aufzutreten, dann etwas höher zu werden und im 20. wieder zu verschwinden. Linkerseits war nur im 19. und 20. Segment eine Andeutung eines solchen Wulstes vorhanden. In den zwei nächsten Segmenten fanden sich zwar noch viele Urkeimzellen, aber kein Wulst mehr; nur dort, wo sie sich häuften, trat die Stelle wieder wulstartig hervor. Vom 23. Segment an wurden die Zellen spärlicher und im 27. war links

nur mehr eine einzige, rechts keine vorhanden; eben so kam auch noch im 28. Segment ganz vorn eine Urkeimzelle vor. In den folgenden Segmenten fehlten sie.

Embryo von ungefähr 94 Urwirbeln: Auch hier traten einzelne Urkeimzellen schon dicht hinter dem Vorderende der Urniere auf; die ersten im elften Segment (zwei rechts, eine links im Mesenterium), darauf im zwölften Segment (eine rechts im Mesenterium, zwei rechts in der dorsalen Wand der Leibeshöhle, eine links ebenda); im 13. Segment wurden sie zahlreicher; sie fanden sich sowohl in der Radix mesenterii, als in der dorsalen Wand der Leibeshöhle; ganz eben so im 14. Segment. Am Anfang des 15. Segmentes begann die Keimdrüsenfalte, die nach hinten allmählich an Höhe gewann. Sie war um eine Spur weiter lateralwärts gelegen, als bei den nächstjüngeren Embryonen und erhob sich daher ziemlich genau in der Mitte zwischen dem Abgang des Gekröses und den Urnierentrichtern. Es hängt dies mit einer Verbreiterung der dorsalen Wand der Leibeshöhle zusammen. Im 18. oder 19. Segment wurde die Falte wieder niedriger, trat aber sofort wieder schärfer hervor, sobald die Zahl der Urkeimzellen sich mehrte. Im 21. Segment hatte die Falte schon sehr an Höhe verloren und im 22. verschwand sie. Es fanden sich aber noch in ein paar Segmenten ziemlich zahlreiche Urkeimzellen; diese wurden erst im 25. Segment erheblich spärlicher; im 26. und 27. waren noch je drei, im 28. nur noch eine einzige und zwar auf der rechten Seite vorhanden. Weiter hinten fehlten sie. — Einzelne der in der dorsalen Leibeshöhlenwand gelegenen Zellen waren ziemlich weit nach der Seite verschoben.

Embryo von mindestens 100, aber nicht viel mehr Urwirbeln: Die ersten Urkeimzellen fanden sich im 12. Segment, allerdings nur eine rechts und links im Mesenterium. Im 13. Segment konnte ich links keine, rechts nur zwei auffinden. Im 14. oder 15. begann die Keimdrüsenfalte, die aber zunächst nur wenige Urkeimzellen enthielt. Die Zahl derselben war bei diesem Embryo überhaupt keine sehr große. Ungefähr im 18. Segmente wurde die Falte wieder niedriger, bald darauf aber nochmals höher und hörte ungefähr im 22. oder 23. Segment auf. Die rechte war etwas länger, als die linke. Die letzten Urkeimzellen fanden sich im 27. Segment.

Embryo von ungefähr 17 mm Länge (♂): Die Keimdrüsenfalte begann beiderseits in der Höhe des zehnten Urnierensegmentes, also ungefähr des 18. Gesammtsegmentes; demnach einige Segmente weiter hinten, als früher. Die rechte reichte um eine Spur weiter

nach vorn, als die linke. Das Hinterende der Falte lag in der Höhe des 22. Urnierensegmentes; zuerst endigte die linke, gleich darauf die rechte. Proximal von der Falte fanden sich höchstens ganz vereinzelte Urkeimzellen. Gleich mit dem Beginn der Falte nahm die Zahl beträchtlich zu. — Ein Schnitt durch die Mitte der Falte, in der Höhe des 16. Urnierensegmentes, ist auf Taf. XV Fig. 8 abgebildet. Die Basis der Falte ist lateralwärts verschoben, liegt also dicht neben den Urnierentrichtern, aber nicht mehr dem Mesenterium unmittelbar angeschlossen. An jeder Falte können wir eine laterale und zugleich dorsale und eine mediale und zugleich ventrale Fläche und den freien abgerundeten Rand unterscheiden. Weitaus die meisten Urkeimzellen finden sich an der lateralen Fläche; an dem abgebildeten Schnitte sind sie sogar bloß hier zu sehen. Eine ziemlich große Zahl findet sich auch am freien Rande der Falte; dagegen ist ihre Zahl an der medialen Fläche nur eine geringe; immerhin kommen sie aber auch hier vor. Zwischen den beiden Blättern der Falte ist lockeres, spärliches Bindegewebe eingeschlossen. Dorsal von den beiden Falten verlaufen die hinteren Kardinalvenen.

Embryo von 19 mm Länge (♀): Die Keimdrüsenfalten begannen an diesem Embryo schon in der Höhe des dritten, rudimentären Urnierensegmentes, die rechte um eine Spur weiter vorn, als die linke. Sie reichten ungefähr bis in die Höhe des 21. oder 22. Urnierensegmentes. Die Urkeimzellen begannen gleich mit dem Beginn der Falten, hörten aber schon in der Höhe des 16. oder 17. Urnierensegmentes auf. Die beiden Flächen der Falten unterschieden sich von einander sehr auffallend durch die Beschaffenheit ihres Epithels; die dorsolaterale Fläche war von einem kubischen Epithel, in dem sehr zahlreiche Urkeimzellen eingeschlossen waren, bekleidet; die mediale und zugleich ventrale dagegen von einem ziemlich flachen, dem des Mesenteriums ähnlichen Epithel. An dieser Fläche konnte ich keine Urkeimzellen mehr auffinden; wohl aber fanden sich solche, obgleich in geringer Zahl, noch am freien Rande der Falten. — Die beiden Falten waren etwas breiter, als früher, und enthielten im Inneren etwas mehr Bindegewebe.

Embryo von 22,5 mm Länge (♂): Die rechte Keimdrüsenfalte begann in der Höhe des vierten, die linke in der Höhe des fünften Urnierensegmentes. Die ersten Urkeimzellen konnte ich rechts erst in der Höhe des achten, links in der Höhe des 9. Urnierensegmentes finden. Die Keimdrüsenfalten endigten in der Höhe des 23. Urnierensegmentes, nachdem sie auf die Radix mesenterii gerückt waren.

Ein oder zwei Segmente weiter vorn hörten beiderseits die Urkeimzellen auf. Im Übrigen verhielten sich die Falten änlich, wie früher, nur dass sie noch etwas an Breite zugenommen hatten.

Embryo von 25,3 mm Länge (♂): Die Keimdrüsenfalten begannen ungefähr in der Höhe des dritten, die Urkeimzellen in der Höhe des siebenten Urnierensegmentes. Die Falten endigten, nachdem sie auf die Radix mesenterii gerückt waren, in der Höhe des 22. oder 23. Segmentes, die linke weiter vorn, als die rechte. Zerstreute Urkeimzellen waren fast bis ans Ende der Falten zu finden. Die Falten waren an der Basis etwas eingeschnürt, verhielten sich aber im Übrigen eben so wie früher.

Embryo von 27 mm Länge (♀): Die rechte Keimdrüsenfalte begann in der Höhe des zweiten (rudimentären), die linke in der des dritten Urnierensegmentes. Die ersten Urkeimzellen traten in geringer Entfernung vom Vorderende der Falten auf. In der Höhe des 20. oder 21. Urnierensegmentes verschwand die linke Falte, während sich die rechte in das Mesenterium der Cöcaldrüsenanhänge fortsetzte. Auf Taf. XV Fig. 10 habe ich einen Schnitt aus der Höhe des 14. Urnierensegmentes abgebildet. Man sieht an demselben, dass die Keimdrüsenfalten an der Basis tief eingeschnürt und am freien Rande zugeschärft sind. Das die Urkeimzellen einschließende Keimepithel bildet ein flaches Polster, das die obere Fläche der Keimdrüsenfalten überzieht und in einiger Entfernung vom freien Rande derselben aufhört. Dieses Polster reicht nur ungefähr bis in die Höhe des 16. Urnierensegmentes; von da an nimmt auch die Zahl der Urkeimzellen ab und sie schwinden lange vor dem hinteren Ende der Falten.

Embryo von 30 mm Länge (♀): Die Keimdrüsenfalten zeigten wesentlich die gleichen Verhältnisse, wie beim vorigen Embryo. Sie begannen ungefähr in der Höhe des zweiten (rudimentären) Urnierensegmentes, also nicht weit entfernt von dem gemeinsamen Ostium abdominale der beiden Tuben. Etwa vier Segmente weiter hinten begann an ihrer oberen Fläche das Keimepithel mit den Urkeimzellen. Dieses hörte im 16. Segmente wieder auf. Die Keimdrüsenfalten reichten bis in die Höhe des 20. oder 21. Urnierensegmentes, wo die rechte wieder in das Mesenterium der Cöcaldrüsenanhänge überging. Die rechte Falte war an diesem Embryo erheblich breiter als die linke.

Embryo von 31 mm Länge (♀): Auch hier begannen die Keimdrüsenfalten in der Höhe des 2. Urnierensegmentes; schon ungefähr

zwei Segmente weiter hinten begann das Keimepithel, das im 16. Segmente wieder aufhörte. In der Höhe des 19. Urnierensegmentes ging die rechte Keimdrüsenfalte ins Mesenterium der Cöcaldrüsenanhänge über; gleich darauf verschwand die linke. Die rechte Falte war wieder viel breiter und besser ausgebildet, als die linke. Die Zahl der Urkeimzellen hatte bei den letzten Embryonen im Vergleich mit den früheren Stadien zugenommen.

Bei Torpedo bildet sich zwar keine Keimdrüsenfalte im strengen Sinne des Wortes, wohl aber ein flacher Wulst aus, der die Urkeimzellen enthält und der dieselben Lagebeziehungen zu den Urnierentrichtern und zum Mesenterium besitzt, wie die Keimdrüsenfalte von Pristiurus (vgl. Taf. XV Fig. 11).

Damit schließen meine Beobachtungen über die erste Entwicklung der Keimdrüsen. Obwohl sie sich nicht auf die späteren Schicksale der Urkeimzellen erstrecken, so kann doch mit Rücksicht auf die Untersuchungen SEMPER's, die gerade dort einsetzen, wo die meinigen aufhören, kein Zweifel darüber bestehen, dass die Urkeimzellen thatsächlich die Vorläufer der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte darstellen. Die jüngsten, von SEMPER abgebildeten und beschriebenen »Vorkeimfalten« zeigen die Anordnung des Keimepithels und der in diesem enthaltenen Urkeimzellen genau in derselben Weise, wie ich sie beschrieben und abgebildet habe. Von diesen Stadien an hat SEMPER die weitere Aus- und Umbildung in mustergültiger Weise beschrieben.

Einige der von mir mitgetheilten Thatsachen besitzen ein weit über das specielle Gebiet, auf das sie sich beziehen, hinausreichendes Interesse. Dies gilt vor Allem von dem frühen Auftreten der Urkeimzellen. Sie treten in die Erscheinung, lange bevor irgend eine andere Spur des Urogenitalsystems vorhanden ist. Sie finden sich von allem Anfang an in jener Körperregion, in der wir sie auch später antreffen. Nie treten sie vor der Region, in der sich die Vornieren bilden, auf und, wenn später die Zahl der Urwirbel gestiegen ist, so reichen sie doch nie erheblich über die Stelle hinaus, wo man bei älteren Embryonen das hintere Ende der Keimdrüsenfalten findet. Ab und zu können wohl versprengte Keime an ganz abnormen Stellen vorkommen, an Stellen, die nicht die geringste Beziehung zur Entwicklung der Geschlechtsdrüsen zeigen; aber solche Fälle sind seltene Ausnahmen, sie sind als Ausnahmen sofort und mit Sicherheit zu erkennen und sie erschüttern die Regel nicht.

Der pathologische Anatom mag solchen, thatsächlich nachweisbaren, versprengten Keimen eine pathogenetische Bedeutung beimessen und sie mit der Entstehung von Geschwülsten und Missbildungen in Beziehung bringen; aber man wird dabei stets im Auge zu behalten haben, dass wir irgend eine verlässliche Kenntnis über das weitere Schicksal solcher Keime nicht besitzen.

Von großem allgemeinen Interesse ist auch die Thatsache, dass die Urkeimzellen, obwohl sie in longitudinaler Richtung gleich von allem Anfang an auf jene Region beschränkt sind, die sie auch später innehaben, doch in transversaler Richtung Anfangs eine sehr viel weitere Verbreitung besitzen, als später. Sie finden sich Anfangs nicht bloß in der Splanchnopleura, sondern auch in der Somatopleura und in den ventralen Theilen der Urwirbelkommunikationen. Es ist dabei wichtig, dass sie sich von allem Anfang an in der Splanchnopleura in größerer Menge als an den anderen Orten finden. Ich möchte aber aus ihrem Hinaufreichen in die Urwirbelkommunikationen doch nicht die Berechtigung ableiten, von einem Gonotom oder Gononephrotom zu sprechen; denn es sind immer nur einzelne Zellen, die sich hier finden und es ist überdies fraglich, ob diese Zellen später thatsächlich ins Keimepithel der Keimdrüsenfalten einbezogen werden. Aber ich bestreite die Möglichkeit nicht, dass diesem Verhalten der Urkeimzellen eine tiefere phylogenetische Bedeutung zuzuerkennen sei, wie dies zuerst van Wijhe hervorgehoben hat. Wie es zu erklären ist, dass später die Urkeimzellen aus der Somatopleura und den Urwirbeln ganz verschwinden und sich ausschließlich auf die Radix mesenterii beschränken, ist schwer zu sagen. Balfour hat an eine Wanderung derselben gedacht; aber ich habe keine sicheren Anzeichen einer solchen finden können. Vielleicht gehen die Urkeimzellen später in der Somatopleura und den Urwirbeln in gewöhnliche Epithelzellen über. Ganz ausgeschlossen erscheint die Annahme, dass diese Zellen ihr eigenthümliches Aussehen dem Umstande verdanken, dass sie gerade am Beginn oder am Schluss einer Theilung stehen. Jeder, der den Zelltheilungsvorgängen einige Aufmerksamkeit geschenkt hat, weiß, dass Zellen, welche sich eben zur Theilung anschicken oder gerade aus einer Theilung hervorgehen, ganz anders aussehen, als diese Urkeimzellen. Dies sollte vor Allem jeder Embryologe wissen, da er es fortwährend mit Zelltheilungsvorgängen zu thun hat. Minot weiß es aber nicht; er urtheilt über Zelltheilung wie Jemand, der nie etwas davon gesehen hat. Ich würde mich mit dem Aufsatze

MINOT's gar nicht beschäftigt und ihn am liebsten ganz ignorirt haben, wenn er nicht so überaus charakteristisch für alle Abhandlungen dieses Forschers wäre. Ein paar oberflächliche, ich möchte geradezu sagen leichtfertige Beobachtungen genügen ihm, um über die ernste mühevolle Arbeit von Leuten abzuurtheilen, denen er nach keiner Richtung gewachsen ist. — Schon BALFOUR hat sich eingehend mit der Frage beschäftigt, wie der eigenthümliche Bau dieser Urkeimzellen zu erklären sei und vor Allem, woher die zahlreichen Körnchen, die in ihr Protoplasma eingelagert sind, stammen. Er ist zu keiner bestimmten Antwort gekommen und genau eben so ist es auch mir ergangen. So nahe die Annahme liegt, dass die Körnchen von Dotterplättchen abstammen, so scheint mir doch ein zureichender Beweis dafür sehr schwer zu erbringen zu sein.

Wie wir gesehen haben, lassen sich die ersten Spuren der Bildung der Keimdrüsenfalten bis zu einem Stadium zurückverfolgen, in welchem der Embryo ungefähr 78 Urwirbel besitzt. Die Falten liegen Anfangs dicht an der Wurzel des Gekröses und verschieben sich später derart nach außen, dass sie an die dorsale Wand der Leibeshöhle zu liegen kommen. In der ersten Zeit nach ihrer Bildung tragen sie auf beiden Flächen Urkeimzellen; später aber schwinden diese zuerst an der ventralen Fläche, dann auch am Rande und so beschränkt sich das Keimepithel schließlich bloß auf die obere Fläche. So sehen wir also, wie ein Process, der schon frühzeitig einsetzt, allmählich dahin führt, dass die Anfangs weit zerstreuten Urkeimzellen auf ein einziges, räumlich beschränktes Organ koncentrirt werden.

VII. Über die Entwicklung der sogenannten Nebenniere.

Bekanntlich werden bei den Selachiern unter der Bezeichnung Nebenniere zwei Organe zusammengefasst, die, wie zuerst BALFOUR nachgewiesen hat, weder anatomisch noch entwicklungsgeschichtlich zusammengehören: die Suprarenalkörper oder die Suprarenalorgane und der Interrenalkörper oder das Interrenalorgan.

Die Entwicklung der Suprarenalkörper ist so innig mit der Entwicklung des Sympathicus verknüpft, dass BALFOUR schreiben konnte: »The embryological part of my researches on these bodies is in reality an investigation of later development of the sympathetic ganglia.« Nach ihrem Verhalten bei Embryonen möchte ich diese Körper am liebsten geradezu als die Ganglien des Grenz-

stranges des Sympathicus betrachten, wenn nicht die Angaben über den feineren Bau derselben bei erwachsenen Thieren die Vermuthung aufkommen ließen, dass sich an ihrer Zusammensetzung außer Ganglienzellen und Nervenfasern auch noch Epithelzellen betheiligen. Unsere Kenntnisse des feineren Baues dieser Körper liegen aber noch sehr im Argen und so lange nicht genauere histologische Untersuchungen darüber vorliegen, wird man über ihre Bedeutung keine bestimmte Ansicht aufstellen können.

Von der ersten Entwicklung der sympathischen Ganglien war schon in meiner zweiten Abhandlung über das mittlere Keimblatt die Rede. Ich habe gezeigt, dass die erste Anlage des Sympathicus schon bei Embryonen mit ungefähr 74 Urwirbeln zu finden ist. Die Ganglien liegen Anfangs sehr weit außen, der medialen Fläche der Muskellamelle des Myotoms dicht angeschlossen. In dieser Lage trifft man sie auch noch bei Embryonen mit 83 und 87 Urwirbeln. Bei Embryonen mit 95 Urwirbeln entfernen sie sich vom Myotom und liegen ziemlich genau in der Mitte zwischen diesem und der lateralen Fläche der hinteren Kardinalvene. In den folgenden Stadien nehmen sie rasch an Größe zu und rücken mehr und mehr gegen die Kardinalvenen, deren dorsolateraler und später dorsaler Fläche sie sich auflagern. In dieser Lage finde ich sie schon bei einem Embryo von 17 mm Länge. Bei dieser Lageverschiebung bleiben sie stets mit dem betreffenden Spinalnerv in inniger Verbindung. In dem Ramus communicans, welcher diese Verbindung herstellt und welcher Anfangs nur eine sehr geringe Länge besitzt, liegen sehr oft Ganglienzellen. Bei älteren Embryonen buchten die sympathischen Ganglien die dorsale Wand der hinteren Kardinalvenen ins Lumen vor. In der hinteren Hälfte des Rumpfes, wo sich eine unpaare mediane Vene findet, die sich aus der Caudalvene nach vorn fortsetzt und die ich wegen ihrer Lagerung zu den Urnieren als Interrenalvene bezeichnet habe, zeigen die sympathischen Ganglien zu dieser keine direkte Beziehung; wohl aber sieht man, dass größere, in die Interrenalvene mündende Venen die Ganglien umgeben, so dass diese oft ganz von Venen eingeschlossen erscheinen. Die Beziehungen der Ganglien zu den Venen sind also, wie schon van Wijhe hervorgehoben hat, viel innigere, als zu der Aorta, auf welch letztere Balfour aufmerksam gemacht hat.

Bei den ältesten von mir untersuchten Embryonen sind die Ganglien im hinteren Drittel des Rumpfes tief zwischen die einzelnen Nierensegmente eingeschoben. Bei einem Embryo von Scyllium

canicula von 53 mm Länge sind sie stellenweise deutlich in zwei Abschnitte getheilt, einen vorderen, welcher deutliche Nervenfasern führt, und einen hinteren, größeren, der aus Zellen besteht, die eine gewisse Ähnlichkeit mit Epithelzellen besitzen. Schon BALFOUR erwähnt diese Scheidung. Welche Bedeutung ihr zukommt, kann ich nicht sagen, wie ich mich überhaupt mit diesen Körpern, da sie nicht in direkter Beziehung zum Urogenitalsystem stehen, nur mehr nebenher beschäftigt habe.

Die erste Anlage der sympathischen Ganglien habe ich in der ersten Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms« auf Taf. IV Fig. 9 *syg* abgebildet; in späteren Stadien sieht man sie auf Taf. XIV Fig. 7 und 8, Taf. XV Fig. 12 und Taf. XVII Fig. 12 *syg* dieser Abhandlung.

Bei Torpedo erfahren die sympathischen Ganglien ganz dieselbe Verschiebung wie bei Pristiurus. Bei einem Embryo von Torpedo marmorata von 12 mm Länge liegen sie im hinteren Drittel des Rumpfes dicht an der medialen Fläche der Muskellamelle des Myotoms und zeigen noch gar keine Beziehung zu den Kardinalvenen; im mittleren Drittel geht von ihnen nach innen und unten ein Fortsatz aus, der der dorsalen Fläche der Kardinalvene zustrebt, ohne sie jedoch zu erreichen, und im vorderen Drittel liegen die Ganglien schon der dorsolateralen Wand der Kardinalvenen auf. Bei einem Embryo von 15 mm Länge stellen sie sehr breite Zellmassen dar, welche nach außen direkt mit den betreffenden Spinalnerven zusammenhängen und sich nach innen in den zwischen Aorta und Kardinalvene einspringenden Winkel einschieben. Nur ganz hinten, wo schon eine Interrenalvene besteht, ist ihr Verhalten in so fern ein anderes, als sie mehr direkt gegen die Aorta gerichtet sind. — Bei einem Embryo von 18 mm Länge liegen sie in den zwei vorderen Dritteln des Rumpfes als große ovale oder rundliche Zellhaufen direkt der dorsalen Wand der Kardinalvenen auf. Von ihrem inneren Rande gehen von Stelle zu Stelle Fortsätze ab, welche nach der Radix mesenterii ziehen. Die Verbindungen der Ganglien mit den Spinalnerven werden durch dicke zellführende Stränge hergestellt. Am Hinterende des Rumpfes, wo wieder eine Interrenalvene vorhanden ist, sind sie weniger dieser als der Aorta angeschlossen. Sie sind auch im Schwanz vorhanden und schließen sich hier mehr der Arteria, als der Vena caudalis an.

Die einzelnen, ursprünglich ihrer Entstehung gemäß von einander getrennten Ganglien verschmelzen frühzeitig der Länge nach zu

einer einheitlichen, strangförmigen Masse, aus deren Anschwellungen und Verbindungen mit den Spinalnerven noch die frühere metamerische Anordnung zu erkennen ist. Wie VAN WIJHE gezeigt hat, kommt eine solche Verschmelzung auch bei Pristiurus vor, doch erreicht sie hier nie jenen hohen Grad wie bei Torpedo.

Etwas mehr kann ich über den Interrenalkörper oder, wie ich ihn lieber nennen möchte, die Zwischenniere, sagen, obwohl auch darüber meine Untersuchungen nicht so sehr ins Detail gehen, wie über das Urogenitalsystem selbst. Immerhin kann ich die spärlichen, über die Entwicklung dieses Organs vorliegenden Angaben in einigen Punkten erweitern und in anderen, gerade sehr wichtigen, korrigiren.

Schon bei einem Pristiurusembryo mit 55 Urwirbeln sehe ich an der Radix mesenterii, unter der Aorta im hinteren Drittel oder höchstens der hinteren Hälfte des Embryo einige Zellen, welche nicht in die Reihen der anderen Mesodermzellen eingeordnet sind. Am Hinterende des Rumpfes, in der Höhe der Kloake, fehlen sie; hier liegt die Aorta direkt der Kloakenwand an. Zahlreicher werden diese Zellen bei Embryonen mit 63, 64 und 65 Urwirbeln und in diese Zeit möchte ich auch die erste Anlage der Zwischenniere verlegen. Bei Embryonen zwischen 70 und 80 Urwirbeln ist diese Anlage schärfer begrenzt, so dass man schon ungefähr ihre Ausdehnung erkennen kann. Ihr Vorderende ist ungefähr in die Höhe des 20. oder 21. Urwirbels zu verlegen, ihr Hinterende ans Vorderende der Kloake. Wenn aber auch schon in der Höhe des 20. oder 21. Urwirbels eine Zellanhäufung an der Gekröswurzel zu sehen ist, die als Anfang der Zwischenniere bezeichnet werden kann, so ritt diese doch erst einige Segmente weiter hinten deutlicher hervor. Ungefähr dieselbe Ausdehnung hat die Anlage der Zwischenniere bei Embryonen zwischen 80 und 90 Urwirbeln. Ich habe auf Taf. IV Fig. 13 der ersten Fortsetzung der »Theorie des Mesoderms« die Zwischenniere eines Embryo von 87 Urwirbeln abgebildet. Das ventral von der Aorta zwischen den hinteren Kardinalvenen gelegene Organ ist nach oben und den Seiten scharf begrenzt, nach unten dagegen so innig mit dem Epithel der Radix mesenterii verbunden, dass eine Grenze zwischen beiden nicht zu finden ist. Dasselbe gilt auch im Wesentlichen von der Anlage der Zwischenniere in früheren Stadien, obgleich hier die Menge ihrer Zellen noch eine geringere ist. Ich kann daher kaum daran zweifeln, dass die Zwischenniere zu diesem Epithel in genetischer Beziehung steht und aus demselben hervorgeht. Ich habe weder an Horizontal-, noch an Sagittalschnitten

jemals eine Segmentirung der Anlage gesehen, noch auch habe ich jemals an Querschnitten hohle Divertikel zwischen der Wurzel des Gekröses und den Urnierentrichtern gesehen.

Die Zwischenniere nimmt bei Embryonen zwischen 80 und 90 Urwirbeln von vorn nach hinten an Dicke zu, namentlich in verticaler Richtung. Vorn scheint sie in gewöhnliches lockeres Bindegewebe überzugehen, hinten aber, ungefähr über der Mitte der Kloake, ist sie scharf begrenzt. Schon bei Embryonen dieses Alters sitzt sie nicht mehr überall so breit und fest der Wurzel des Gekröses auf, wie dies in der erwähnten Figur zu sehen ist, sondern es wechseln Stellen von diesem Aussehen mit solchen ab, an denen allem Anscheine nach die Zwischenniere im Begriffe steht, sich von ihrer Unterlage abzulösen.

Bei Embryonen zwischen 90 und 100 Urwirbeln und etwas darüber hat sich die Zwischenniere über der Kloake von der Radix mesenterii abgelöst und zwischen beide hat sich die eben in Bildung begriffene Interrenalvene, die Fortsetzung der Caudalvene, eingeschoben. — Die Ablösung schreitet allmählich, aber zunächst nur langsam, fort. Bei Embryonen von 17 und 19 mm Länge reicht sie nur wenig weiter, als bis zu der Stelle, wo sich die Interrenalvene in die hinteren Kardinalvenen theilt. Das Vorderende ist auch jetzt noch schwer abzugrenzen; aber doch darf man, wie mir scheint, sagen, dass dasselbe sich allmählich nach hinten verschiebt. Bei dem 17 mm langen Embryo möchte ich den eigentlichen Beginn der Zwischenniere ungefähr in die Höhe des 20. Urnierensegmentes verlegen, bei dem Embryo von 22,5 mm Länge in die Höhe des 19. oder 20.; bei dem Embryo von 25,3 mm Länge ungefähr eben dahin und bei den ältesten, von mir untersuchten Embryonen ungefähr in die Höhe des 20.—22. Urnierensegmentes. Die Zwischenniere ist also zwischen die beiden, am stärksten und besten entwickelten Theile der Urnieren (die eigentlichen Nieren im Sinne SEMPER's und BALFOUR's) eingeschoben. Hinten endigt sie stets etwas vor dem Hinterende der Urnieren. Zu dem Ende der Leibeshöhle aber verhält sich die Zwischenniere so, dass sie bei den Embryonen von 17 und 19 mm Länge ungefähr in derselben Höhe endigt, wie diese; bei den älteren Embryonen dagegen reicht die Leibeshöhle weiter nach hinten, als die Zwischenniere, und zwar um so weiter, je älter die Embryonen sind.

Ich habe das Organ in mehreren Figuren dieser Abhandlung zur Darstellung gebracht; so auf Taf. XV Fig. 4*a* und *b*, 5*a* und *b*, 9 und

10, ferner auf Taf. XVII Fig. 1, 2, 7, 8, 9 und 12*ir*. Dasselbe macht in seinem Bau von den frühesten Stadien an den Eindruck eines epithelialen Organs. Bei den ältesten Embryonen von Scyllium canicula und Torpedo ocellata, von denen ich Präparate besitze, erscheint es in zahlreiche, solide, vielfach durch einander geschobene Schläuche zertheilt, zwischen welchen sich spärliches gefäßführendes Bindegewebe findet.

Die Entwicklung der Zwischenniere lässt keinen Schluss auf ihre funktionelle Bedeutung zu; sie setzt uns aber auch nicht in den Stand, die Frage zu entscheiden, ob dieses Organ der Selachier mit der Nebenniere der höheren Wirbelthiere verglichen werden dürfe.

Was die Litteraturangaben betrifft, so soll die Zwischenniere nach BALFOUR im Stadium *K*, nach WELDON[1] im Stadium *I*, nach VAN WIJHE bei Embryonen mit 76 Urwirbeln entstehen. Alle stimmen darin überein, dass sie sich etwas später, als die Suprarenalkörper, bildet. BALFOUR beschreibt die erste Anlage als »a rod-like aggregate of mesoblast cells, rather more closely packed than their neighbours, between the two kidneys near their hinder ends«. WELDON giebt an, dass die Zwischenniere paarig entstehe und zwar aus hohlen Divertikeln, die aus der medialen Wand der Urnierentrichter gegen die Wurzel des Gekröses hervorwachsen. Auch soll sie ursprünglich eben so lang sein, wie die Urniere. Diese Angaben beruhen zweifellos auf einem Irrthum. Wie oben erwähnt wurde, habe ich nie solche Divertikel sehen können. Die Fig. 9 Taf. XI der Abhandlung WELDON's ist mir ganz unverständlich; wenn der Embryo, dem der Schnitt entnommen ist, wirklich im Stadium *I* BALFOUR's stand, so kann die Falte, die WELDON zwischen dem Mesenterium und dem Urnierenkanälchen zeichnet, unmöglich die Keimdrüsenfalte sein; eine andere Falte findet sich aber an dieser Stelle weder bei jüngeren noch bei älteren Embryonen. Eigenthümlicherweise bestätigt VAN WIJHE diese Angaben WELDON's; er schließt sich aber nicht der Ansicht an, dass die Zwischenniere eine abgelöste Portion der Urniere vorstelle.

Es ist nicht zu leugnen, dass alle Arbeiten über die Zwischenniere etwas Unbefriedigendes an sich tragen. Das, was hier zunächst am meisten Noth thut, ist eine genaue histologische Untersuchung des fertigen Organs.

Prag, 12. Juli 1896.

[1] W. F. R. WELDON, On the suprarenal bodies of Vertebrata. Quart. Journ. of micr. science. Vol. XXV. 1885.

Tafelerklärungen.

I. Abhandlung.

Tafel VII—X aus »Morphol. Jahrbuch« XV. Bd. 2. Heft.

Tafel VII.

Fig. 1—3. Schnitte durch die Embryonalanlage einer Keimscheibe von Pristiurus melanostomus aus dem Stadium *B* BALFOUR's. Fig. 1. Querschnitthälfte aus der hinteren Hälfte der Embryonalanlage. Fig. 2. Aus der Mitte. Fig. 3. Aus der vorderen Hälfte. Vergrößerung 180. *ect* Ektoderm; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm (Darmentoderm); *chp* Chordaplatte oder Chordaentoderm; *pm* Ursprungsstelle des peristomalen Mesoderms; *gm* Ursprungsstelle des gastralen Mesoderms; *ur* Urmundrand (Keimscheibenrand); *rw* Rückenwülste; *r* Rückenrinne; *me* Merocytenkerne (RÜCKERT) oder Dotterzellkerne; *Do* Dotter; in Fig. 3 ist das gastrale Mesoderm (*mes*) vom peristomalen (*mes'*) getrennt.

Fig. 4. Schnitt durch die Keimscheibe von Pristiurus aus dem Stadium *C* BALFOUR's. Vergr. 180. *ect* embryonales Ektoderm; *ect'* außerembryonales Ektoderm; *ent* embryonales Entoderm; *ent'* außerembryonales Entoderm; *ih* Urdarmhöhle; *chr* Chordarinne; die übrigen Bezeichnungen wie früher.

Fig. 5. Schnitt durch die Mitte einer Embryonalanlage mit ungefähr acht Urwirbeln. Vergr. 180. *mw* Medullarwülste; *mr* Medullarrinne; *ch* Chorda; *uw* Urwirbel; *uh* Urwirbelhöhle; *sp* Seitenplatten; die übrigen Bezeichnungen wie früher.

Tafel VIII.

Fig. 1—6. Schnitte durch eine Hühnerkeimscheibe vom Ende des ersten Tages. Vergr. 220. Fig. 1. Mitte des Kopffortsatzes. Fig. 2. Hintere Hälfte des Kopffortsatzes. Fig. 3. Vorderstes Ende des Primitivstreifens Fig. 4. Grenze zwischen erstem und zweitem Drittel des Primitivstreifens. Fig. 5. Hintere Hälfte des Primitivstreifens. Fig. 6. Hinter dem Primitivstreifen. *ect* Ektoderm; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm; *kf* Kopffortsatz; *pw* Primitivwülste; *pr* Primitivrinne.

Fig. 7. Schnitt durch dieselbe Gegend wie Fig. 2. Vergr. 108. *ect* embryonales Ektoderm; *ect'* außerembryonales Ektoderm; *fm* freie Mesodermgrenze; *Dz* Dotterzellen (Dotterentoderm).

Fig. 8. Schnitt durch die Mitte des Kopffortsatzes einer etwas älteren Hühnerkeimscheibe. Vergr. 220. Bezeichnungen wie früher.

Fig. 9. Schnitt durch eine Taubenkeimscheibe mit zwei Urwirbeln, in der Gegend des zweiten Urwirbels. Vergr. 220. *ch* Chorda. Sonst wie früher.

Fig. 10. Schnitt durch die Mitte des Primitivstreifens einer Taubenkeimscheibe mit drei Urwirbeln. Vergr. 108. *bz* Blutinseln. Sonst wie früher.

Tafel IX.

Fig. 1. Schnitt durch die Area embryonalis einer 7 Tage 3 Stunden alten Kaninchenkeimscheibe. Der Schnitt ist ungefähr durch die hintere Grenze des HENSEN'schen Knotens gelegt.

Fig. 2—4. Schnitte durch eine eben so alte, aber größere Area. Fig. 2. Hintere Hälfte des Kopffortsatzes. Fig. 3. Mitte des HENSEN'schen Knotens. Fig. 4. Vordere Hälfte des Primitivstreifens.

Fig. 5—9. Schnitte durch eine Keimscheibe des Kaninchens mit fünf Urwirbeln. Fig. 5 bei 180facher, Fig. 6—9 bei 227facher Vergrößerung. Fig. 5. Durch das Vorderende des Kopffortsatzes. Fig. 6. Zwischen Urwirbelregion und vorderem Ende des Kopffortsatzes. Fig. 7. Durch die Mitte des Kopffortsatzes. Fig. 8. Durch den HENSEN'schen Knoten. Fig. 9. Durch den Primitivstreifen. *chp* Chordaplatte; *mp* Medullarplatten; *ect* Ektodermwulst; *c* Leibeshöhle; *gf* Gefäße; *mes* Mesoderm; *ent* Entoderm.

Fig. 10—13. Schnitte durch einen Kaninchenembryo mit zehn Urwirbeln. Vergr. 180. Fig. 10. Durch den Primitivstreifen. Fig. 11. Vor demselben. Fig. 12. Hinter der Urwirbelregion. Fig. 13. Durch den sechsten Urwirbel. *ao* Aorten; *mr* Medullarrinne. *af* Amnionfalte; *th* Spaltraum unter der Chordaplatte.

Fig. 14. Medianer Sagittalschnitt durch das hintere Körperende eines Kaninchenembryo mit 13 Urwirbeln. Vergr. 180. *chp* Chordaplatte; *mr* Medullarrinne; *ent* Entoderm; *hd* Hinterdarm; *Pr* Primitivstreifen; *Am* Aftermembran MIHALKOVICS'; *af* Amnionfalte; *Al* Allantoiswulst; *gf* Gefäße.

Tafel X.

Fig. 1. Schnitt durch den vierten Urwirbel eines Embryo von Pristiurus mit 14 Urwirbeln. *uh* Urwirbelhöhle; *uk* dorsale Urwirbelkante; *ug* untere Urwirbelgrenze; *sp* Seitenplatten.

Fig. 2. Schnitt durch den dritten Urwirbel eines Embryo von Pristiurus mit 17 Urwirbeln. *hy* Hypochordaleiste; übrige Bezeichnung wie früher.

Fig. 3. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines Pristiurusembryo mit 26—27 Urwirbeln. *hy* Hypochorda; *ao* Aorta; *sk* Stelle, aus der später das Sklerotom hervorsprosst; *lh* ventrale (bleibende) Leibeshöhle; *gl* erste Spur der Ganglienleiste; sonst wie früher.

Fig. 4. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines Pristiurusembryo mit 34—35 Urwirbeln. *mp* Muskelplatte; *sk* Sklerotom; *dv* Sklerotomdivertikel; sonst wie früher.

Fig. 5. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines Pristiurusembryo mit 45—46 Urwirbeln. *sg* Anlage eines Spinalganglions; *ps* und *vs* parietale und viscerale Seitenplatte; *me* Mesenterium; sonst wie früher.

Fig. 6. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines Pristiurusembryo mit ungefähr 56 Urwirbeln. *sv* Subintestinalvene; sonst wie früher.

Fig. 7. Schnitt durch die hintere Rumpfhälfte eines Pristiurusembryo mit 38—40 Urwirbeln. *Kz* Keimzellen; *sv* Subintestinalvene.

Fig. 8. Schnitt durch die hintere Rumpfhälfte eines Pristiurusembryo mit 45—46 Urwirbeln.

Fig. 9. Aus einer Serie durch einen Embryo mit 66—68 Urwirbeln. *me* Mesenterium; * Proliferationsstelle der visceralen Seitenplatte; *sv* Subintestinalvene; *ugg* Urnierengang.

Fig. 10. Aus derselben Serie wie Fig. 9, aber weiter hinten.

Fig. 11. Schnitt durch einen Embryo mit 74—76 Urwirbeln in der Höhe des Ösophagus (*oe*). *cv* hintere Kardinalvenen; *ve* Ektodermverdickung.

Fig. 12. Schnitt durch einen weiter entwickelten Pristiurusembryo vor der Kloake. *he* Ektodermfalte; übrige Bezeichnung wie früher.

Vergrößerung der Figuren 1—10 230fach, der Figuren 11 und 12 180fach.

II. Abhandlung.

Tafel IV—VII aus »Morphol. Jahrbuch« XIX. Bd. 1. Heft.

Tafel IV.

Durchwegs Embryonen von Pristiurus melanostomus.

Fig. 1. Sechste Kiemenfurche in Bildung. Schnitt durch den fünften Urwirbel.

Fig. 2. Ein Theil desselben Schnittes.

Fig. 3. Theil eines Schnittes durch einen Embryo mit 50—51 Urwirbeln.

Fig. 4. Schnitt durch einen Embryo mit 63 Urwirbeln.

Fig. 5. Embryo mit 63 Urwirbeln. Dieselbe Serie wie Fig. 4.

Fig. 6. Embryo mit 52 Urwirbeln.

Fig. 7 und 8. Aus einer Serie durch einen Embryo, der etwas älter war als der der Fig. 4 und 5.

Fig. 9. Embryo mit ungefähr 74 Urwirbeln, Höhe des Pankreas.

Fig. 10. Embryo mit ca. 83 Urwirbeln, Höhe des Pankreas.

Fig. 11. Derselbe Embryo.

Fig. 12. Derselbe Embryo.

Fig. 13. Embryo mit 87 Urwirbeln.

Fig. 14. Eine Strecke der parietalen Seitenplatte eines Embryo von ca. 56 Urwirbeln. Schnitt durch die Lebergegend. Vergr. 375.

Fig. 1, 9, 10, 11 und 12 Vergr. 150, Fig. 2, 3, 4, 5, 6 und 13 Vergr. 300.

Tafel V.

Fig. 1. Pristiurus. Mindestens 100 Urwirbel. Vergr. 150.

Fig. 2. Torpedo ocellata. Vergr. 108.

Fig. 3. - - Vergr. 375.

Fig. 4 - - Vergr. 220.

Fig. 5. Pristiurus. 22—23 mm lang. Vergr. 150.

Fig. 6. - 27 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.

Fig. 7. - 31 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.

Fig. 8. - 25,3 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.

Fig. 9. - 19 mm lang. Vergr. 300.

Fig. 10. - 25,3 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.

Fig. 11. - 25,3 mm lang. Vergr. 300.

Fig. 12. - 21,6 mm lang. Vergr. wie Fig. 1.

Bezeichnungen der Tafel IV und V.

l_1 und l_2 rechtes und linkes Leberdivertikel; *omd*, *oms* Vena omphalomesent. dextra und sinistra; *cv.p* V. cardinal. post.; *spf* Spiralklappe oder Falte; *d.p* Ductus pancreaticus; *vv* Stamm der vereinigten Dotter- und Subintestinalvene; *a.v* A. vitellina; *Ch* Leibeshöhle; ** Proliferationsstellen der parietalen Seitenplatten; *sg* Spinalganglion; *syg* sympathisches Ganglion; *uw* Urwirbelanschnitt; *ew* Mesodermwulst der Anlage der Brustflosse; *pa* Pankreasanlage; *fe* Ektodermfalte der Anlage der Brustflosse; *mk* Muskelknospe; *nl* N. lateralis; *l* Leber; *ao* Aorta; *cu*, cu_1 Cutislamelle; *vm* ventrale Mittellinie; *ei* Elastica interna (KÖLLIKER); *v*, *h* vorn, hinten; *ch* Chorda; *dl* dorsale Längsleiste; *vw* ventrale Spinalnervenwurzel; *ia* Intervertebralarterien; *m* Muskulatur; *vl* ventrale Längsleiste; *ee* Elastica externa (KÖLLIKER).

Tafel VI.

Fig. 1. Pristiurus. 24 mm lang. Ungefähr 6.—8. Ganglion. Vergr. 150.
Fig. 2. Dieselbe Serie. 9.—11. Segment. Vergr. 150.
Fig. 3. Pristiurus. Ungefähr 11.—13. Ganglion. Vergr. 150. Länge des Embryo ca. 28 mm.
Fig. 4. Pristiurus. Vergr. 150.
Fig. 5. - Vergr. 150.
Fig. 6. - Vergr. 108. Embryo ca. 31 mm lang.
Fig. 7. - Vergr. 108. Embryo ca. 34 mm lang.
Fig. 8. - Vergr. 108. Embryo ca. 34 mm lang.
Fig. 9. Scyllium canicula. 41 mm lang. Vergr. 300 }
Fig. 10. - - 53 mm lang. Vergr. 300 } medianer Sagittalschnitt.
Fig. 11. - - 61 mm lang. Vergr. 300 }
Fig. 12 a. - - 41 mm lang. Vergr. 300 } seitl. Sagittalschnitt.
Fig. 12 b. - - 61 mm lang. Vergr. 300 } Knorpel d. Außenzone.

tp Tunica propria chordae (Elastica s. Limitans interna); *ts* Tunica skeletogena chordae; *vw*, *dw* ventrale und dorsale Spinalnervenwurzeln; *sp* Spinalganglion; *rp* Rippe bez. Rippenanlage; *dl*, *vl* dorsale und ventrale Längsleiste; *sst* Seitenstrang des Rückenmarkes; *db*, *vb* dorsale und ventrale Bogen, bez. ventrale Bogenstümpfe; *ic* Intercalarstücke; *sl* Seitenlinie; *ir* Interrenalkörper; *wg* WOLFF'scher Gang; *mg* MÜLLER'scher Gang; *uc* Urnierenkanälchen; *p* Peritoneum; *mh* horizontales Muskelseptum; *rl* Ramus lateralis vagi; *ao* Aorta; *vc* Vena caudalis.

Tafel VII.

Fig. 1. Querschnitt durch das ventrale Ende der Hautmuskelplatte und eine Muskelknospe eines Pristiurusembryo von ca. 94 Urwirbeln. Vergr. 150.
Fig. 2. Sagittalschnitt durch die ventralen Enden zweier Myotome mit den Muskelknospen. Pristiurusembryo von 96—97 Urwirbeln. Vergr. 150.
Fig. 3. Dessgleichen durch zwei weiter hinten gelegene Myotome desselben Embryo. Vergr. 150.
Fig. 4. Stück der linken Brustflosse eines Embryo von Torpedo ocellata von 12 mm Länge. Schwache Vergrößerung.
Fig. 5. Distales Ende der linken Brustflosse und Anfang der Zwischenstrecke eines Embryo von Pristiurus von 18,5 mm Länge.

Fig. 6. Rechte Bauchflosse eines Pristiurusembryo von 18,5 mm Länge.
Fig. 7. Sechs Muskelknospen eines Embryo von Torpedo marmorata von 15 mm Länge; sämmtlich von der Brustflosse. Die ersten vier nach Plattenmodellen, die letzten zwei nach Pauskonstruktionen gezeichnet.
Fig. 8. Querschnitt durch die Brustflosse eines Embryo von Torpedo marmorata von 15 mm Länge. Vergr. 150.
Fig. 9. Linke Brustflosse eines Acanthiasembryo.
Fig. 10. Zwei Muskelknospen desselben Embryo, z. Th. in Muskelfasern umgewandelt.
Fig. 11. Linke Brustflosse eines Embryo von Torpedo ocellata von 21 mm Länge.
Fig. 12. Sagittalschnitt der Brustflosse eines Embryo von Torpedo ocellata von 17 mm Länge.
Fig. 13. Sagittalschnitt der Brustflosse eines Embryo von Torpedo ocellata von 21 mm Länge.

ef Ektodermfalte am freien Rande der Flossen; *g* Grube an der vorderen Muskelknospe; *hf* Hornfasern; *m* Myotom; *mk* Muskelknospen; *dmk*, *vmk* Streckknospen bezw. Beugeknospen; *mf* Muskelfasern; *n* Nerven; *ug* Urnierengang; *uw* Urwirbel; *ve* vordere Extremität; *vcp* hintere Kardinalvene.

III. Abhandlung.

Tafel XIII—XIX aus »Morphol. Jahrbuch« XXIV. Bd. 4. Heft.

Tafel XIII.

Alle Figuren sind nach Schnitten von Pristiurus-Embryonen gezeichnet. Vergrößerung der Figg. 1—16 = 280, der Figg. 17—20 = 140.

ao Aorta,
art[1]—*art*[4] erste bis vierte Vornierenarterie,
art.vit. Art. vitellina,
ddw dorsale Darmwand,
ent Entoderm,
h hinten,
hp Hypochorda,
O^{I}—O^{IV} erstes bis viertes Vornierenostium,
S Sammelrohr der Vorniere = Vornierentheil des Vornierenganges,
v vorn,
vw Vornierenwulst,
* ventrale Urwirbelgrenze.

Fig. 1. Schnitt durch die Mitte des Vornierenwulstes eines Embryo mit 26 bis 27 Urwirbeln.
Fig. 2. Schnitt durch die Mitte des Vornierenwulstes eines Embryo mit 30 Urwirbeln.
Fig. 3. Schnitt durch das erste Vornierenostium eines Embryo mit 34 bis 35 Urwirbeln (linke Seite).
Fig. 4. Nächstvorderer Schnitt derselben Serie.
Fig. 5. Schnitt durch das zweite Vornierenostium desselben Embryo (rechte Seite).
Fig. 6. Schnitt durch das dritte Vornierenostium desselben Embryo (linke Seite).

Fig. 7. Schnitt durch das vierte Vornierenostium desselben Embryo (linke Seite).

Fig. 8. Erstes Vornierensegment eines Embryo mit 38—40 Urwirbeln. Das Ostium ist nur durch eine kernarme Stelle bei O^I angedeutet.

Fig. 9. Zweites Vornierensegment desselben Embryo.

Fig. 10. Drittes Vornierensegment desselben Embryo.

Fig. 11. Der Schnitt geht nahe der hinteren Grenze des dritten Vornierensegmentes durch. Derselbe Embryo.

Fig. 12. Der Schnitt geht durch den hinteren Rand des neunten Urwirbels. Derselbe Embryo.

Fig. 13. Viertes Vornierensegment desselben Embryo.

Fig. 14. Schnitt durch die Mitte des zehnten Urwirbels. Zweiter Schnitt hinter der letzten Spur des vierten Vornierenkanälchens. Derselbe Embryo.

Fig. 15. Hinteres Ende des rechten Vornierenganges. Der Schnitt geht hinter der Mitte des elften Urwirbels durch. Derselbe Embryo.

Fig. 16. Schnitt durch das vierte Vornierenkanälchen eines Embryo mit 45 bis 46 Urwirbeln. Der Schnitt geht an der Grenze zwischen neuntem und zehntem Urwirbel durch.

Fig. 17. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 33 Urwirbeln.

Fig. 18. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 41 bis 42 Urwirbeln.

Fig. 19. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 46 Urwirbeln.

Fig. 20. Horizontalschnitt durch denselben Embryo; zwei Schnitte weiter ventralwärts als der vorige.

Tafel XIV.

Alle Figuren sind nach Schnitten durch Pristiurus-Embryonen gezeichnet. Vergrößerung der Figg. 1—6 = 280; der Fig. 7 = 140; der Fig. 8 = 68; der Fig. 12 = 140. Die Figg. 9—11 sind mit Zeiss Apochr. Ölimmersion gezeichnet.

am Art. mesenterica,
ao Aorta,
*art*¹—*art*³ erste bis dritte Vornierenarterie,
art.v und *a.vit* Art. vitellina,
ect Ektoderm,
gf kleine Arterie, die aus der Aorta zur Wurzel der Art. vitellina zieht,
l Leber,
ld Leibeshöhlendivertikel,
lh Leibeshöhle,
lh' Leibeshöhlendivertikel unter dem Ösophagus,
lv Lebervenensinus,
m Muskulatur des Ösophagus,
O einfaches Vornierenostium, bez. in Fig. 7 und 8 Ostium abdominale tubae,
O^I—O^{III} erstes bis drittes Vornierenostium,
oe Ösophagus,
pc Pankreasanlage,
syg Sympathicusganglion,
t Tube,
uc Einmündung der Urwirbelkommunikation in die Leibeshöhle,
uwc Urwirbelkommunikation,
vcp Vena cardinalis posterior,
vg Vornierengang,
vom Vena omphalo-mesenterica,
vw Vornierenwulst,
w Scheidewand zwischen Perikardial- und Peritonealhöhle (Zwerchfell).

Fig. 1. Schnitt durch das dritte Vornierenostium und die dritte rechte Vornierenarterie eines Embryo mit 50—51 Urwirbeln.
Fig. 2. Der Schnitt geht durch die Wurzel der ersten Vornierenarterie, hinter dem ersten Vornierenostium durch. Embryo mit 55 Urwirbeln.
Fig. 3. Embryo mit 63 Urwirbeln. Der Schnitt trifft das zweite rechte Vornierenostium und die zweite rechte Vornierenarterie.
Fig. 4. Embryo mit 66—68 Urwirbeln. Der Schnitt trifft das zweite Vornierenostium beider Seiten.
Fig. 5. Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln. Der Schnitt geht durch das Vorderende des ersten Vornierenostiums beider Seiten.
Fig. 6. Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln. Der Schnitt geht zwischen Leber und Pankreas durch und trifft die vor dem ersten Urnierenkanälchen gelegene Urwirbelkommunikation.
Fig. 7. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines 19 mm langen, weiblichen Embryo.
Fig. 8. Schnitt durch das Vorderende des Rumpfes eines 27 mm langen, weiblichen Embryo.
Fig. 9 *A*. Aus einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit ungefähr 63 Urwirbeln. Ende des rechten Vornierenganges (ungefähr der Höhe des 27. Urwirbels entsprechend).
Fig. 9 *B*. Schnitt aus derselben Serie. Ende des linken Vornierenganges.
Fig. 10 *A*. Aus einer Horizontalschnittserie durch einen Embryo mit 46 Urwirbeln. Hinterende des rechten Vornierenganges.
Fig. 10 *B*. Aus derselben Serie. Hinterende des linken Vornierenganges.
Fig. 11. Aus einer Sagittalschnittserie durch einen Embryo mit 43 Urwirbeln. Hinterende des linken Vornierenganges; darüber das Ektoderm. Die Kerne des Vornierenganges sind nur kontourirt.
Fig. 12. Horizontalschnitt durch die rechte Vorniere eines Embryo mit 50 Urwirbeln.

Tafel XV.

Die Figg. 1—5, 7—10 und 12 sind nach Schnitten durch Pristiurus-Embryonen gezeichnet; die Fig. 6 nach einem Schnitt durch einen Embryo von Scyllium catulus mit 75—76 Urwirbeln; die Fig. 11 nach einem Schnitt durch einen Embryo von Torpedo marmorata von 18 mm Länge.

Vergrößerung der Figg. 1—5 = 280; der Fig. 6 = 140; der Fig. 7 = 38; der Figg. 8—10 = 140; der Fig. 11 = 90; der Fig. 12 = 70.

A Atrium des Herzens,
ao Aorta,
art[1] erste Vornierenarterie,
gf eine linke Vornierenarterie,
ir Zwischenniere (Interrenalkörper),
Kd Keimdrüsenanlage,
L Leber,
MG MÜLLER'scher Gang,
mk ventrale Muskelknospe,
OI erstes Vornierenostium,
oe Ösophagus,
sc Sklerotom,
sv Sinus venosus des Herzens,
syg sympathisches Ganglion,
t Tubenostium,
ub[16] 16. Urnierenbläschen,
uc Einmündung einer Urwirbelkommunikation in die Leibeshöhle,
ud[27] absteigender Schenkel des 27. Urnierenkanälchens,
ur = *uwc* Anlage eines Urnierenkanälchens,
uw Urwirbel,

uv[1] ventrales Ende des vorhergehenden Urwirbels,
uvc Urwirbelkommunikation,
v Ventrikel des Herzens,
vcp Vena cardinalis posterior,
vg Vornierengang,
v.ir Vena interrenalis,
v.om Vena omphalo-mesenterica,
WG WOLFF'scher Gang.

Fig. 1 *a*—1 *f*. Sechs Schnitte durch die Anlage des zweiten Urnierenkanälchens oder die Urwirbelkommunikation des zehnten Segmentes eines Embryo mit 63 Urwirbeln. Fig. 1 *a* ventrales, vorderes Ende der Urwirbelkommunikation; Fig. 1 *b* nächstfolgender Schnitt; Fig. 1 *c* zweiter Schnitt hinter dem vorigen; Fig. 1 *d* zweiter Schnitt hinter dem der Fig. 1 *c*; Fig. 1 *e* der darauffolgende Schnitt; Fig. 1 *f* der auf Fig. 1 *e* folgende Schnitt.

Fig. 2. Anlage des zweiten Urnierenkanälchens eines Embryo mit ungefähr 70 Urwirbeln.

Fig. 3 *a*—3 *c*. Anlage des zweiten Urnierenkanälchens eines Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln. Der Schnitt der Fig. 3 *b* ist der zweite hinter dem der Fig. 3 *a*; der Schnitt der Fig. 3 *c* folgt unmittelbar auf den der Fig. 3 *b*.

Fig. 4 *a* und 4 *b*. Aus derselben Serie. Anlage des 20. Urnierenkanälchens. Der Schnitt der Fig. 4 *b* ist der vierte hinter dem der Fig. 4 *a*.

Fig. 5 *a* und 5 *b*. Aus derselben Serie. Anlage des 29. Urnierenkanälchens. Der Schnitt der Fig. 5 *b* ist der zweite hinter dem der Fig. 5 *a*.

Fig. 6. Schnitt durch das erste Vornierenostium eines Embryo von Scyllium catulus mit 75—76 Urwirbeln.

Fig. 7. Medianschnitt durch einen weiblichen Embryo von Pristiurus von 31 mm Länge.

Fig. 8. Schnitt durch das 16. Urnierenkanälchen eines männlichen Pristiurus-Embryo von ungefähr 17 mm Länge. Es ist nur der Urnierentrichter mit dem aufsteigenden Schenkel und das Urnierenbläschen zu sehen.

Fig. 9. Aus derselben Serie. Schnitt durch den absteigenden Schenkel des 27. Urnierenkanälchens mit der Einmündung in den Urnierengang.

Fig. 10. Schnitt durch einen weiblichen Embryo von Pristiurus von 27 mm Länge in der Höhe des 14. Urnierensegmentes.

Fig. 11. Schnitt durch einen Embryo von Torpedo marmorata von 18 mm Länge ungefähr in derselben Höhe.

Fig. 12. Seitlicher Sagittalschnitt durch das Hinterende der Urniere eines weiblichen Pristiurus-Embryo von 28 mm Länge.

Tafel XVI.

Zeichnungen nach Plattenmodellen der linken Vorniere und des Anfangs der linken Urniere von Embryonen von Pristiurus.

Sämmtliche Figuren in 200facher linearer Vergrößerung.

O[I]—*O*[III] erstes bis drittes Vornierenostium,
ps parietale Seitenplatte (Somatopleura),
s Brücke quer über das erste Vornierenostium,
sc Abgangsstelle des Sklerotoms,
uc Einmündung der Urwirbelkommunikation in die Leibeshöhle,
ur_1—ur_5 erstes bis fünftes Urnierenkanälchen,
uw Urwirbel, bezw. Myotome der Urwirbel,

uwc Urwirbelkommunikation,
vn Vorniere,
vng Vornierengang,
vs viscerale Seitenplatte (Splanchnopleura),
VII—XI 7.—11. Myotom.

Fig. 1 *A*—1 *C* nach einem Embryo mit 62 Urwirbeln. Fig. 1 *A* das Modell von der lateralen Seite; Fig. 1 *B* das Modell von der medialen Seite; Fig. 1 *C* das Modell von der ventralen Fläche; in dieser Ansicht sieht man also die dorsale Wand der Leibeshöhle.

Fig. 2 *A* und 2 *B* nach einem Embryo mit 70 Urwirbeln. Fig. 2 *A* das Modell von der medialen Seite; Fig. 2 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 3 *A* und 3 *B* nach einem Embryo mit ungefähr 78 Urwirbeln. Fig. 3 *A* das Modell von der medialen Seite; Fig. 3 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 4 *A* und 4 *B* nach einem Embryo mit 83 Urwirbeln. Fig. 4 *A* schief von der dorsalen Seite; Fig. 4 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 5 *A* und 5 *B* nach einem Embryo mit ungefähr 95 Urwirbeln. Fig. 5 *A* von der dorsalen Seite; Fig. 5 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 6 *A* und 6 *B* nach einem männlichen Embryo von ungefähr 17 mm Länge. Fig. 6 *A* von der dorsalen Seite; Fig. 6 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Fig. 7 *A* und 7 *B* nach einem männlichen Embryo von 22,5 mm Länge. Fig. 7 *A* von der dorsalen Seite; Fig. 7 *B* dasselbe von der ventralen Seite.

Tafel XVII.

Die Figuren 1—15 sind nach Schnitten durch Embryonen von Pristiurus bei 280facher Vergrößerung gezeichnet; die Figuren 16—23 nach Modellen einzelner Urnierensegmente von Pristiurus bei 200facher Vergrößerung.

In den Figuren 1—15 bedeuten:

ao Aorta,
c Tubuli contorti,
E Endkanal,
ir Interrenalkörper (Zwischenniere),
iv Interrenalvene,
MK Urnierenbläschen, bezw. MALPIGHI'sches Körperchen,
*MK** vielleicht Anlage eines sekundären MALPIGHI'schen Körperchens,
MG MÜLLER'scher Gang,
syg sympathisches Ganglion,
tc Trichterkanal,
tr Urnierentrichter,
ug primärer Urnierengang,
WG sekundärer Urnierengang oder WOLFF'scher Gang.

In den Figuren 16—23 bedeuten:

a aufsteigender Schenkel des Urnierenkanälchens = Trichterkanal,
b Urnierenbläschen,
b[1] Strang, der vom Urnierenbläschen nach hinten zieht und vielleicht mit der Bildung eines sekundären Bläschens in Beziehung steht,
c Tubulus contortus,
c' und *c''* die Schlingen desselben,
d absteigender Schenkel, bezw. Endkanal,
v vorn,
h hinten.

Die den Bezeichnungen *E*, *MK*, *tc* und *tr* beigesetzten Zahlen geben an, welchem Urnierensegmente die betreffenden Theile angehören.

Fig. 1. Schnitt durch die Grenze zwischen 24. und 25. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 22,5 mm Länge.

Fig. 2. Aus derselben Serie; zwei Schnitte weiter hinten.

Fig. 3. Aus derselben Serie; der zweite Schnitt hinter dem der Fig. 2.
Fig. 4. Der dritte Schnitt hinter dem der Fig. 3.
Fig. 5. Der vierte Schnitt hinter dem der Fig. 4.
Fig. 6. Schnitt durch die Grenze zwischen 8. und 9. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 25,3 mm Länge.
Fig. 7. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 9. Urnierensegment; drei Schnitte hinter dem vorigen.
Fig. 8. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 25. Urnierensegment.
Fig. 9. Aus derselben Serie; Schnitt durch das 27. Urnierensegment.
Fig. 10. Der achte Schnitt hinter dem vorigen.
Fig. 11. Urnierengang und dessen Leiste in der Höhe des 33. Urnierensegmentes.
Fig. 12. Schnitt durch das 25. Urnierensegment eines weiblichen Embryo von 30 mm Länge.
Fig. 13. Schnitt durch die Vereinigungsstelle des Müller'schen und Wolff-schen Ganges bei einem weiblichen Embryo von 27 mm Länge.
Fig. 14. Vereinigung des Müller'schen und Wolff'schen Ganges bei einem weiblichen Embryo von 30 mm Länge.
Fig. 15. Vereinigung eben derselben Gänge bei einem weiblichen Embryo von 31 mm Länge.
Fig. 16. 15. Urnierensegment der linken Seite eines männlichen Embryo von ungefähr 17 mm Länge in der Ansicht von innen und etwas von vorn
Fig. 17. 25. Urnierensegment desselben Embryo in der Ansicht von innen.
Fig. 18. 5. Urnierensegment eines weiblichen Embryo von 19 mm Länge in der Ansicht von innen.
Fig. 19. 15. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 22,5 mm Länge in der Ansicht von innen.
Fig. 20. 25. Urnierensegment desselben Embryo in der gleichen Ansicht.
Fig. 21. 5. Urnierensegment eines männlichen Embryo von 25,3 mm Länge in der Ansicht von innen und etwas von vorn.
Fig. 22. 15. Urnierensegment desselben Embryo in der gleichen Ansicht.
Fig. 23. 25. Urnierensegment desselben Embryo in der gleichen Ansicht.

Tafel XVIII.

Rekonstruktionen der Urnieren von Embryonen von Pristiurus. Dieselben sind so gezeichnet, als ob man die Urnieren von der dorsalen Seite sähe.
Fig. 1. Urnieren eines männlichen Embryo von ungefähr 17 mm Länge.
Fig. 2. Urnieren eines weiblichen Embryo von 19 mm Länge.
Fig. 3. Urnieren eines männlichen Embryo von 22,5 mm Länge.

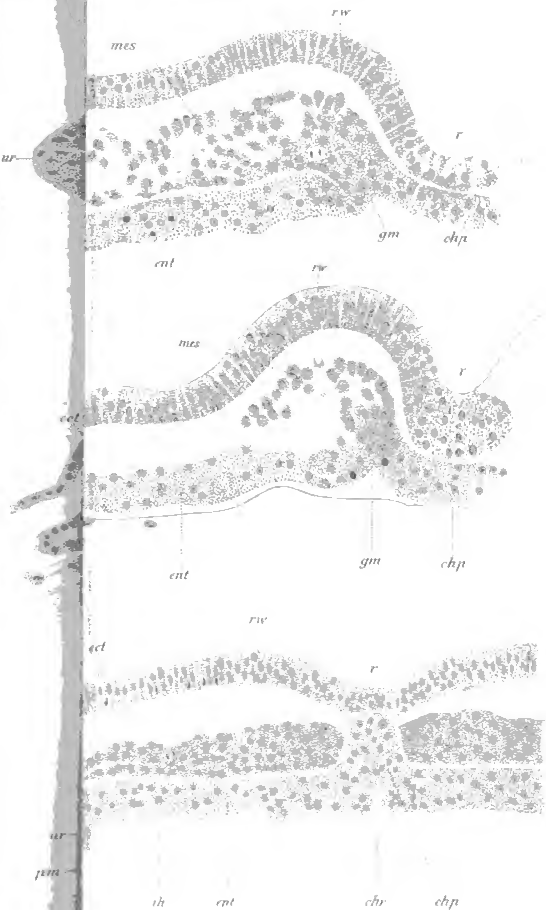
Tafel XIX.

Von diesen Rekonstruktionen gilt dasselbe, wie von denen der vorigen Tafel.
Fig. 1. Urnieren eines männlichen Embryo von 25,3 mm Länge.
Fig. 2. Rechte Urniere eines weiblichen Embryo von 27 mm Länge.
Fig. 3. Rechte Urniere eines weiblichen Embryo von ungefähr 30 mm Länge.
Fig. 4. Rechte Urniere eines weiblichen Embryo von 31 mm Länge.

Autorenregister.

Sachregister.

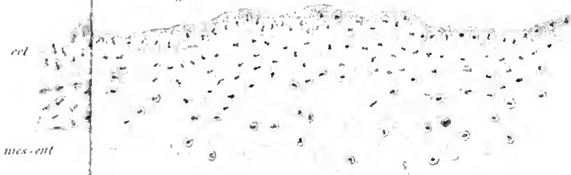
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


rw
mes
ur
r
gm
chp
ent
rw
mes
ect
r
gm
chp
ent
rw
ect
r
ur
pm
ch
ent
chr
chp

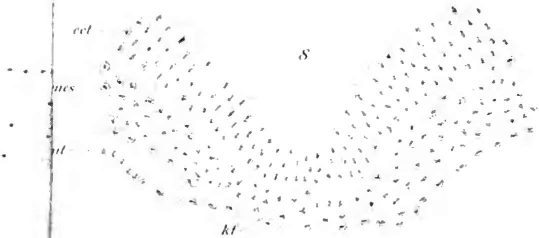
5



6



8



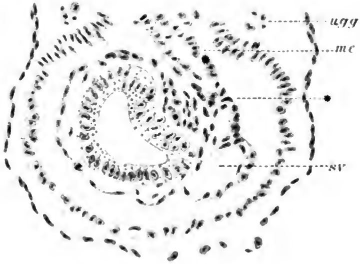



5
c
c
M

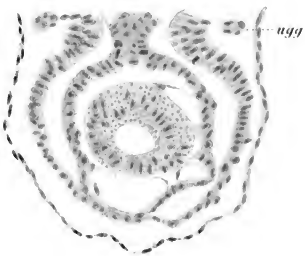
1.



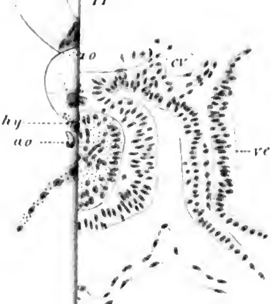
9.



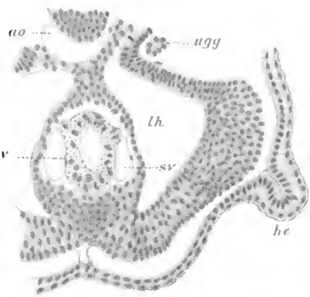
10.

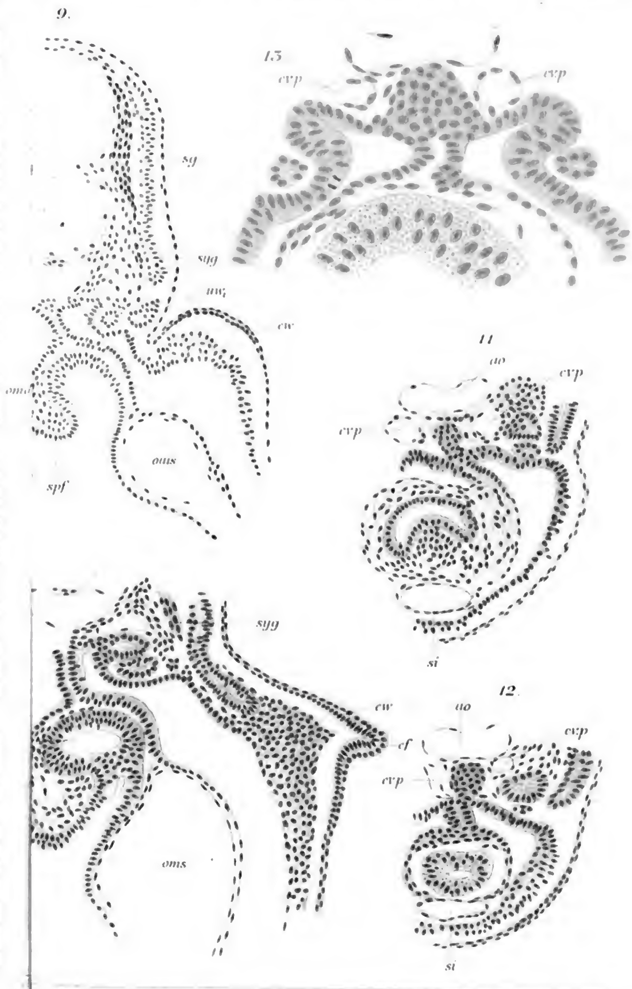


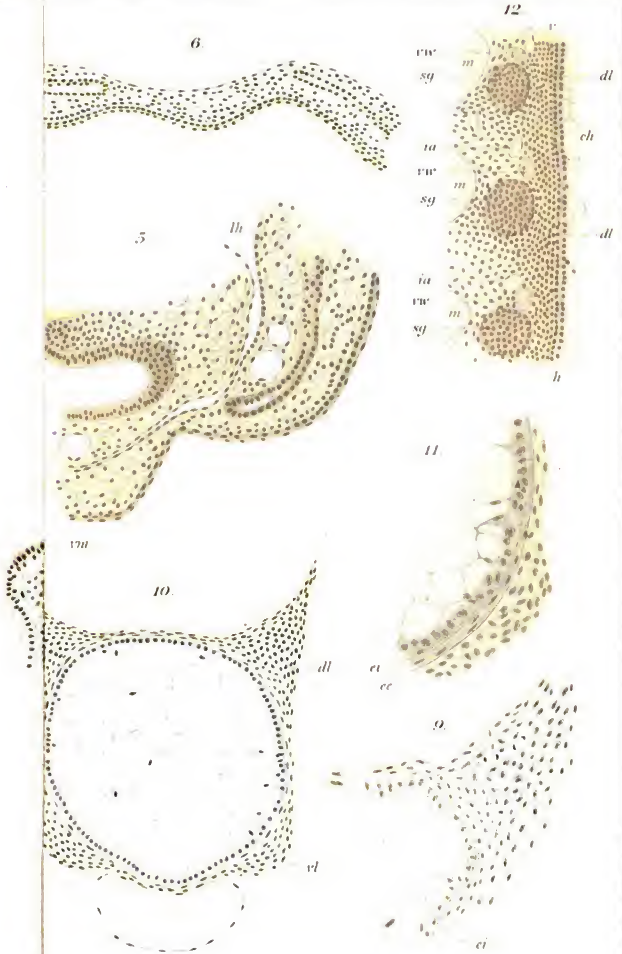
11



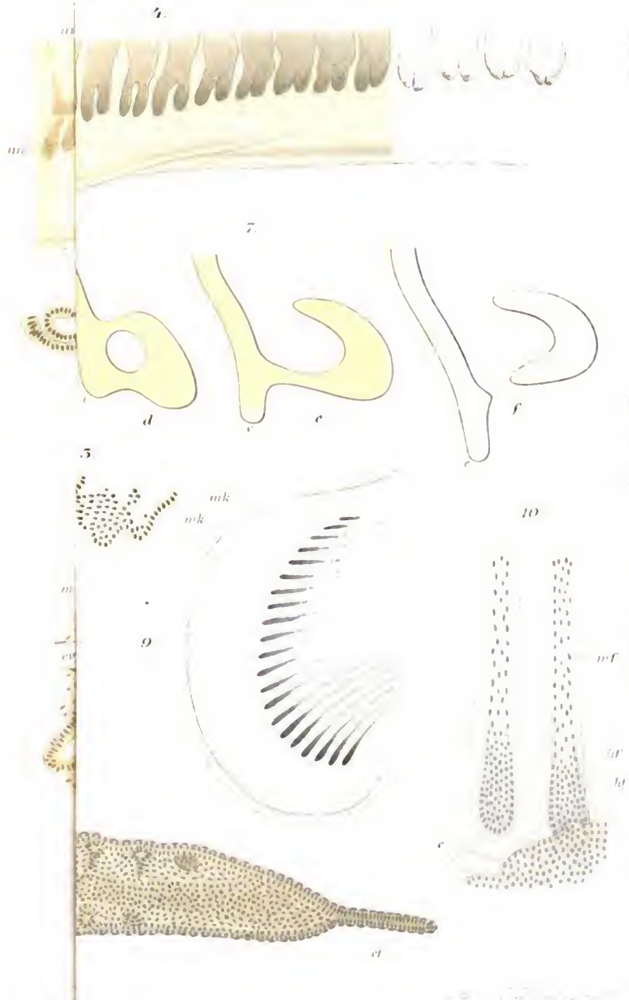
12.




9.
sg
syg
cw
oms
spf
13
evp
evp
11
ao
evp
evp
si
syg
cw
cf
evp
12.
ao
evp
oms
si


6.
5.
lh
10.
vm
dl
vl
12.
vw
m
sg
dl
ch
ia
vw
m
sg
dl
ia
vw
m
sg
h
11.
ci
cc
9.
ci


7.
12.
a
b
sg
l
mh
vw
rp
lp
ls
rl
ao
vb
ve
db
sl
8.
9.
az
ce
mz
ct
ch e


4.
7.
d
e
f
5.
mk
10
9
mf
el

5.



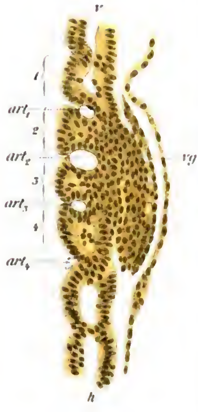
17.

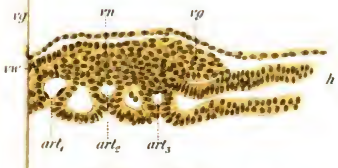


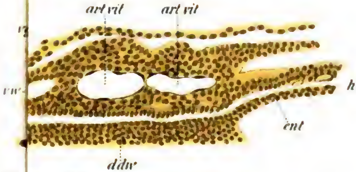
10.



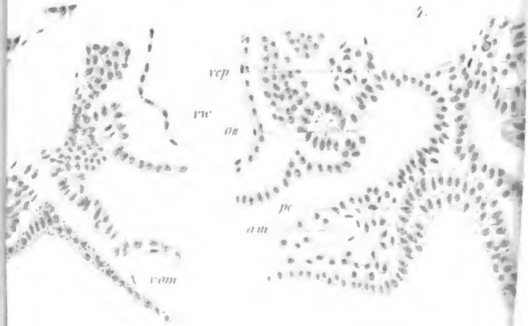
18.







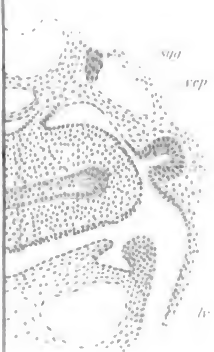
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt.



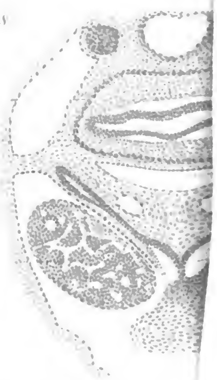
12



7



8

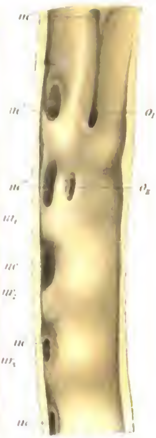



2.
uw
uw
uw
uwc
uwc
vg
vg
vg
4.b
4.a
ir
ir
5.b
5.a
ir
ir
syp
uo
ud
ud
ub
vir
mk
mk
9.

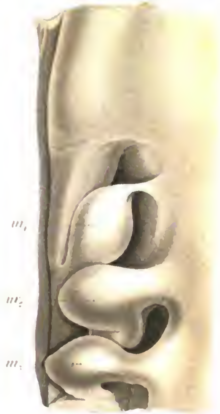
5A



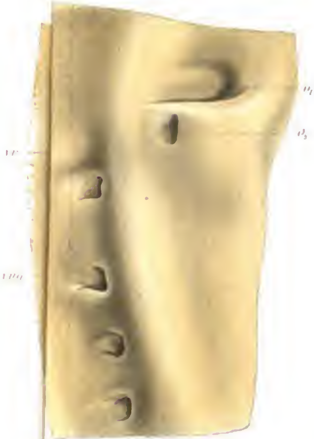
5B



7A

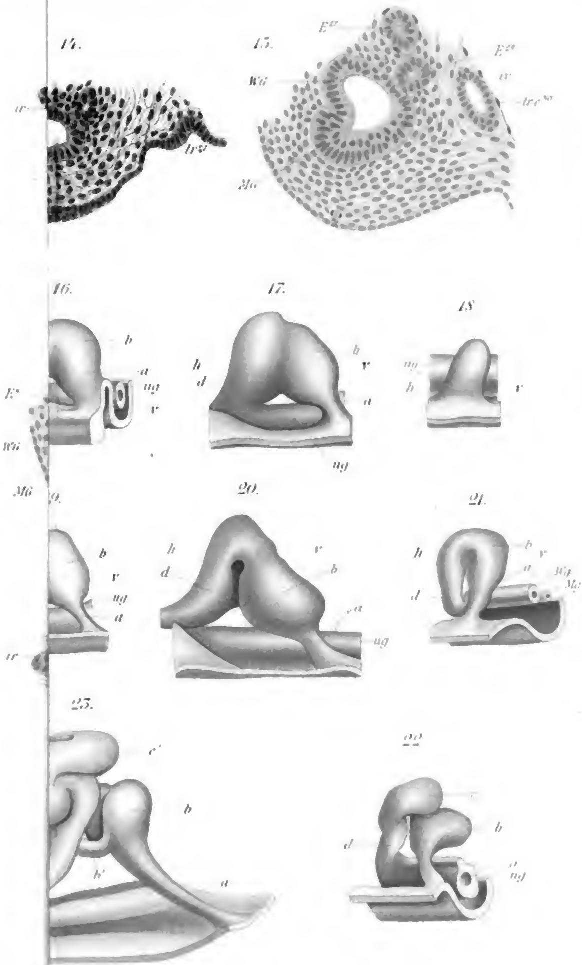


6B

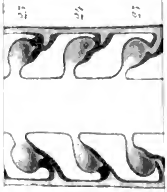


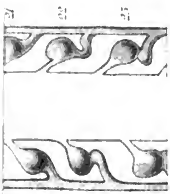
7B

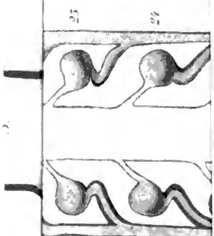



14.
tr
15.
Wü
Mo
16.
17.
18.
20.
21.
23.
22.
b
a
ug
r
h
d
v
b'
c'

Morpho







Mor

